ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 88

5

МАЙ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2003

УДК 581.1

© С. Н. Шереметьев, Ю. В. Гамалей

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ГРАДИЕНТЕ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ V. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ КОРРЕЛЯЦИИ НА МАТЕРИАЛЕ ОДНОДОЛЬНЫХ И ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

S. N. SHEREMETJEV, Yu. V. GAMALEI. WATER REGIME OF HERBACEOUS PLANTS ON A SOIL MOISTURE GRADIENT. V. STRUCTURAL-FUNCTIONAL CORRELATIONS IN MONOCOTYLEDONOUS AND DICOTYLEDONOUS PLANTS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234-45-12
E-mail: gamalei@mailru.com, snsh@nm.ru
Поступила 10.11.2002

Проведен анализ структурно-функциональных корреляций в листьях 22 видов травянистых растений из 4 сообществ, произрастающих на широком градиенте влажности почвы. Показаны значительные различия между однодольными и двудольными растениями по степени скоррелированности объемов тканей и свободных пространств в листьях. У однодольных растений практически все структуры листьев объединены в одну корреляционную систему. Изменения в любом из звеньев этой системы повлекут за собой неизбежные трансформации во всех остальных. Например, обитая в более засушливых условиях почвенного водоснабжения, однодольные формируют меньшее количество межклетных пространств в листьях. Сопряженно с этим меняются соотношения парциальных объемов всех остальных листовых структур: увеличатся относительные объемы склеренхимы и проводящих тканей (вместе с обкладками пучков), увеличится количество хлоренхимы, изменится удельный объем эпидермиса. Двудольные растения, в противоположность однодольным, демонстрируют большую автономность парциальных объемов тканей листа. У них сохранится тесная связь между межклетниками и проводящими тканями, а также между межклетниками и губчатой паренхимой. Хлоренхима в целом и, в какой-то степени эпидермис развиваются достаточно самостоятельно. При ухудшении условий почвенного водоснабжения у двудольных растений, так же как и у однодольных, произойдет некоторое уменьшение доли межклетников, особенно межклетников губчатой паренхимы. В соответствии с этим изменится относительное количество в листьях проводящих тканей и губчатой паренхимы. При этом совершенно необязательно произойдут изменения парциальных объемов хлоренхимы в целом и эпидермиса. Несмотря на заметные различия между системами структурных корреляций однодольных и двудольных растений, структурно-функциональные корреляции у этих групп видов имеют много общего. Интенсивность транспирации и содержание воды у обеих групп растений связаны в основном со свободными пространствами листьев. Количественные различия по средним величинам дефицита водного насыщения между однодольными и двудольными растениями могут быть обусловлены тем, что вода в процессе насыщения поступает в пулы, которые значительно различаются по своим возможностям запасания: у однодольных растений — в паренхимную обкладку пучков, а у двудольных — в губчатую паренхиму. Различия между однодольными и двудольными растениями проявляются в том, что разные ткани являются зонами повышенного осмотического давления. Для однодольных растений это губчатая паренхима, для двудольных — весь пучок (включая паренхимные обкладки). Рассмотренные признаки свидетельствуют о том, что структурно-функциональные различия между однодольными и двудольными базируются на разной модели развития их листьев. Листья однодольных по характеру развития эволюционировали как осевые органы интеркалярного развития, листья двудольных — как более специализированные латеральные органы, включенные в апикальную систему развития побега. По этой причине чем более продвинутые таксоны сравниваются, тем контрастнее различия и, вероятно, менее правомочно само сравнение. Общее впечатление в пользу более высокой эволюционной специализации листьев двудольных, радикально отличающихся по характеру развития от осевых органов. Аналогичные по функциональному назначению, но не гомологичные им органы однодольных в ходе эволюции приобретали листоподобную структурно-функциональную организацию, но все же остались по характеру развития осевыми органами. Этим и объясняются все наблюдаемые различия состава тканей и показателей водного обмена.

Ключевые слова: травянистые растения, анатомическая структура листьев, водный режим, межвидовые структурно-функциональные корреляции, градиент влажности почвы, однодольные растения, двудольные растения.

Исследование межвидовых структурных и структурно-функциональных корреляций на градиентах факторов среды представляет несомненный интерес для выяснения ряда вопросов экологической анатомии и физиологии растений. Межвидовые структурные корреляции могут указать на характер компартментации потоков и объем пулов запасания в листьях растений, согласованность их изменений при изменении условий произрастания. Существенный вклад в этом направлении был сделан в работе Б. Р. Васильева (1988).

Ряд показателей водообмена, судя по всему, имеет определенную структурную основу. Это можно выяснить, исследуя структурно-функциональные корреляции. Широко известно, например, что плотность сложения мезофилла, являясь признаком ксероморфной организации растений, увеличивается в направлении от гумидных к аридным местообитаниям (Shields, 1950; Василевская, 1979). Очевидно, что в этом же направлении уменьшаются интенсивность транспирации и оводненность листьев. Судя по всему, должны существовать экологические ряды видов, на материале которых проявляются межвидовые корреляции структурных и функциональных признаков у растений как в пределах экотопа, так и на градиенте факторов среды. Эти корреляции могут помочь выявить иерархию и характер влияния тех или иных структурных признаков на функциональные. Само наличие таких корреляций наводит на мысль о существовании параллельной структурно-функциональной изменчивости у неродственных таксонов. Имеется большой ряд работ, в котором рассматриваются структурные и функциональные характеристики и их взаимосвязи в листьях травянистых или древесных растений в разных экологических условиях (Körner et al., 1989; Smith, McClean, 1989; Abrams et al., 1994; Garnier, Laurent, 1994; Smith et al., 1998; Ackerly, Reich, 1999; Garnier et al., 1999; Pyankov et al., 1999; Gratani, Bombelli, 2000, и др.).

Целью настоящей работы является выявление таких корреляций в листьях травянистых растений, произрастающих в разных частях широкого градиента влажности почвы.

Материал и методика

Исследования проводили в вегетационные периоды 1995—1997 гг. в 4 сообществах травяных экосистем, расположенных более или менее равномерно на широком градиенте влажности почвы (от 4 до 144 мм в верхнем 30-сантиметровом слое почвы) (табл. 1) в пойме р. Хопёр (Хопёрский государственный природный заповедник, Воронежская обл.).

Объектами наблюдений были представители 22 видов растений, являющиеся поликарпическими травами. Поскольку два вида (*Galium ruthenicum* и *Sanguisorba officinalis*) встречались не в одном, а в разных сообществах, то число объектов наблюдений было несколько больше, чем видов, а именно 24 (табл. 2).

В качестве элементов водного режима исследованы интенсивность транспирации (методом быстрого взвешивания), оводненность листьев (весовым методом), водный дефицит (методом насыщения) (Шереметьев и др., 1997, 2001, 2002а, 2002б). Величины осмотического давления клеточного сока получены расчетным путем (Шереметьев, 2002 г.). Параллельно вели наблюдения за температурой и влажностью воздуха и почвы, освещенностью.

Подробно изучены структурные характеристики листьев (парциальные объемы эпидермиса, губчатой и столбчатой паренхимы, паренхимной обкладки пучков, проводящей ткани, водоносной паренхимы, межклеточных пространств столбчатой и губчатой паренхимы, воздушных полостей). Измерения площадей поперечного сечения и парциальных объемов клеток и тканей проводили в 3—6-кратной повтор-

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика сообществ и условий произрастания во время проведения наблюдений

№ п/п	Характеристика сообществ	Место и год проведения наблюдений	Средние значения за период наблюдений				
			запаса влаги в 30-сантиметровом слое почвы, мм	температуры воздуха, °С	дефицита влажности воздуха, мб	относительной влажности воздуха, %	освещенности, кал · см^{2} · мин$^{-1}$
1	Разнотравно-днепровскоковыльное (псаммофитная степь, почвы дернового ряда с песчаным аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1996 г.)	3.9	34.7	44.1	20.0	0.75
2	Кровохлебковое (среднепойменный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1997 г.)	55.9	26.1	19.1	43.0	0.78
3	Крупноразнотравно-дернистоосоковое (заболоченный луг, почвы болотного ряда с глинистым и иловым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1995 г.)	111.5	25.3	18.4	43.0	0.71
4	Остроосоковое (участок прибрежноводной растительности, песчаная почва прибрежной зоны озера)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1996 г.)	143.9	21.6	11.6	55.0	0.26

ности (табл. 2) с использованием программы UTHSCSA Image Tool (http://www.ddsdx.uthscsa.edu/dig/itdesc.html).

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов. Коэффициенты парной (r^2) и множественной (R^2) детерминации, приводимые в работе, статистически достоверны на доверительном уровне P = 0.95.

Результаты

Соотношение тканей и свободных пространств в листьях однодольных и двудольных растений

Анализ данных по анатомической структуре листьев (табл. 2) показал, что существуют статистически значимые различия между видами однодольных и двудольных растений почти по всем типам тканей и емкостям запасания листьев, за исключением паренхимных обкладок пучков (рис. 1). У однодольных относительно более развиты проводящая ткань и губчатая паренхима (склеренхима и воздушные полости встре-

ТАБЛИЦА 2

Средние значения и показатели вариации парциальных объемов тканей и свободных пространств листьев

№ участка по табл. 1	№ объекта	Виды	n	Э		Скл		П		ПО		Пг		Пс		Мг		Мс		ВП	
				$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x
1	1	*Artemisia austriaca* Jacq.	5	14.5	1.3	0		7.2	4.0	7.1	1.8	13.6	1.8	33.8	3.9	7.1	1.9	16.8	3.4	0	
	2	*Carex colchica* J. Gay	6	15.7	4.3	12.0	1.9	13.3	5.5	5.5	1.4	40.9	4.0	0		8.5	5.6	0		4.0	4.8
	3	*Galium ruthenicum* Willd.	4	17.1	1.5	0		10.1	1.8	3.9	0.6	16.2	3.3	26.0	1.4	11.3	2.1	15.4	1.2	0	
	4	*Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud.	3	7.4	0.5	20.1	4.1	13.9	3.1	3.7	1.2	32.0	4.1	0		2.6	0.9	0		0	
	5	*Trifolium arvense* L.	4	28.8	4.6	0		8.6	1.1	4.6	1.5	23.2	7.4	17.4	7.8	9.3	4.6	3.4	1.3	0	
	6	*Veronica spicata* L.	4	12.7	1.0	0		5.4	2.5	7.4	2.5	24.5	4.1	37.2	3.1	7.2	3.2	5.6	4.5	0	
2	7	*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth	5	22.3	4.1	8.9	5.2	5.1	3.1	1.3	0.9	43.9	6.6	0		17.9	2.9	0		0	
	8	*Carex melanostachya* Bieb. ex Willd.	4	15.4	1.9	8.1	3.1	14.6	4.8	3.2	1.4	32.7	1.8	0		2.4	1.0	0		23.6	7.7
	9	*Galium ruthenicum*	5	23.5	2.1	0		3.1	0.7	3.0	0.7	12.8	3.4	25.5	2.2	17.4	3.5	14.8	2.1	0	
	10	*Lythrum virgatum* L.	5	27.5	3.3	0		1.2	0.5	4.2	1.1	14.1	2.4	30.6	4.3	11.8	5.5	10.6	2.0	0	
	11	*Sanguisorba officinalis* L.	5	21.7	3.0	0		3.9	5.0	5.6	3.2	14.7	5.5	26.6	1.8	17.6	7.1	9.9	2.5	0	
	12	*Tanacetum vulgare* L.	5	11.3	1.3	0		2.9	1.8	5.1	2.6	14.1	1.3	27.2	2.6	11.0	5.1	28.4	3.7	0	
3	13	*Carex cespitosa* L.	5	14.2	1.9	4.8	2.4	13.7	1.8	5.1	1.5	34.4	4.0	0		3.4	2.7	0		24.4	2.1
	14	*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.	5	17.6	2.2	0		1.5	0.9	3.6	1.1	13.4	2.1	34.0	3.5	20.9	3.6	8.9		0	
	15	*Iris pseudacorus* L.	5	6.0	0.9	2.1	2.0	4.5	2.8	4.8	1.6	15.3	2.5	8.5	1.2	3.7	1.2	2.2	0.6	45.9	9.7
	16	*Sanguisorba officinalis*	5	24.1	3.2	0		1.4	0.9	4.6	2.3	9.9	2.0	31.1	3.1	22.3	5.0	6.7	0.5	0	
	17	*Valeriana wolgensis* Kazak.	5	13.4	0.4	0		1.0	0.5	3.2	1.3	20.3	3.8	34.1	6.2	19.4	5.5	8.7	3.8	0	
	18	*Veronica longifolia* L.	5	11.2	2.5	0		1.8	0.3	2.7	0.7	20.4	5.7	29.2	2.6	21.3	3.7	13.2	6.5	0	
4	19	*Alisma plantago-aquatica* L.	5	15.1	1.0	0		1.1	0.4	3.1	1.4	26.3	2.1	16.9	2.9	27.7	1.4	9.1	2.5	0	
	20	*Butomus umbellatus* L.	5	3.0	0.6	0		8.3	1.6	8.1	1.1	8.3	1.3	0		2.6	1.8	0		61.1	3.5
	21	*Carex acuta* L.	5	9.4	1.3	8.8	0.7	9.7	0.8	4.2	0.9	25.2	3.7	0		3.1	1.1	0		39.5	4.5
	22	*Lycopus europaeus* L.	5	24.5	4.6	0		0.7	0.3	3.4	1.7	10.8	2.4	24.1	3.6	21.6	3.4	14.9	3.4	0	
	23	*Sagittaria sagittifolia* L.	5	18.6	2.6	0		0.8	0.5	2.3	1.3	15.2	3.3	18.4	3.6	26.9	4.6	16.3	2.6	0	
	24	*Sparganium erectum* L.	5	4.4	0.6	4.7	1.5	2.1	0.5	2.4	0.2	31.4	4.6	0		10.5	2.5	0		31.1	7.2

Примечание. n — число повторностей, $\bar{x}$ — средние, s_x — стандартные отклонения. Э — эпидермис, Скл — склеренхима, П — проводящая ткань, ПО — паренхимная обкладка пучков, Пг — губчатая паренхима, Пс — столбчатая паренхима, Мг — межклетники губчатой паренхимы, Мс — межклетники столбчатой паренхимы, ВП — воздушные полости.

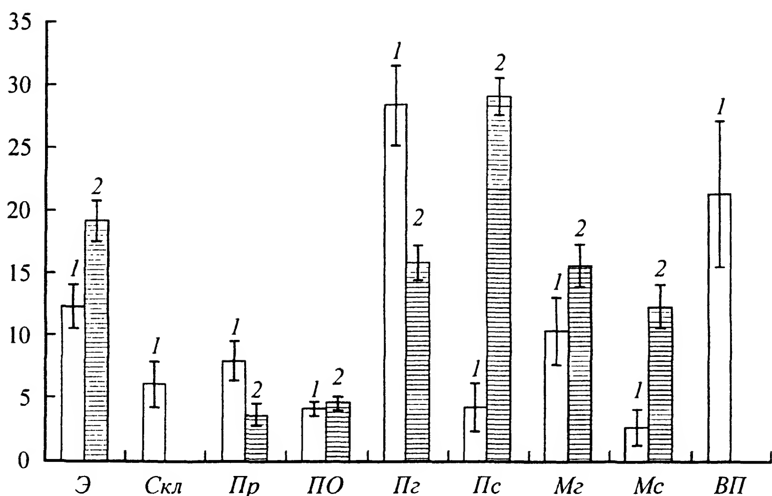


Рис. 1. Средние парциальные объемы тканей и свободных пространств в листьях однодольных (*1*) и двудольных (*2*) растений.

По оси абсцисс: *Э* — эпидермис, *Скл* — склеренхима, *Пр* — проводящая ткань, *ПО* — паренхимные обкладки пучков, *Пг* — губчатая паренхима, *Пс* — столбчатая паренхима, *Мг* — межклетники губчатой паренхимы, *Мс* — межклетники столбчатой паренхимы, *ВП* — воздушные полости; по оси ординат — парциальный объем, %.

чались только у растений этой группы). Эпидермис, столбчатая паренхима, межклетники (губчатой и столбчатой паренхимы) занимают относительно больший объем в листьях двудольных растений.

Динамика парциальных объемов тканей и свободных пространств в листьях растений на градиенте влажности почвы

Различия между однодольными и двудольными растениями обнаруживаются также при исследовании изменений парциальных объемов тканей и свободных пространств вдоль экологических рядов их видов на градиенте влажности почвы.

У однодольных растений обнаружены зависимости изменений парциальных объемов от влажности почвы для проводящей ткани (рис. 2, *а*; $r^2 = 0.422$), склеренхимы (рис. 2, *в*; $r^2 = 0.713$), губчатой паренхимы (рис. 2, *г*; $r^2 = 0.421$), межклетников и воздушных полостей (рис. 2, *е*; $r^2 = 0.788$). Для всех тканей корреляции отрицательны, т. е. по мере аридизации условий произрастания парциальные объемы проводящей ткани, склеренхимы и губчатой паренхимы увеличиваются. Компенсация увеличения парциальных объемов тканей против градиента влажности почвы происходит за счет относительного уменьшения свободных пространств в листьях (увеличения их плотности). Отметим очень высокую степень корреляции относительных объемов склеренхимы и свободных пространств в листьях с влажностью почвы. При движении однодольных растений из гумидных экотопов в аридные происходит не только уплотнение листьев, но и достаточно ярко выраженная их лигнификация.

Из всех тканей листьев двудольных растений только проводящая ткань (рис. 2, *а*; $r^2 = 0.863$) и паренхимные обкладки пучков (рис. 2, *б*; $r^2 = 0.405$) изменяются согласованно с изменениями влажности почвы. В сухих экотопах относительное количество этих тканей больше по сравнению с влажными местообитаниями (склерификация структуры). Уплотнение листьев против градиента влажности почвы происходит за счет относительного уменьшения количества межклетников губчатой паренхимы (рис. 2, *д*; $r^2 = 0.849$) и в меньшей степени за счет уменьшения общего количества межклетников (рис. 2, *е*; $r^2 = 0.535$) в листьях двудольных растений.

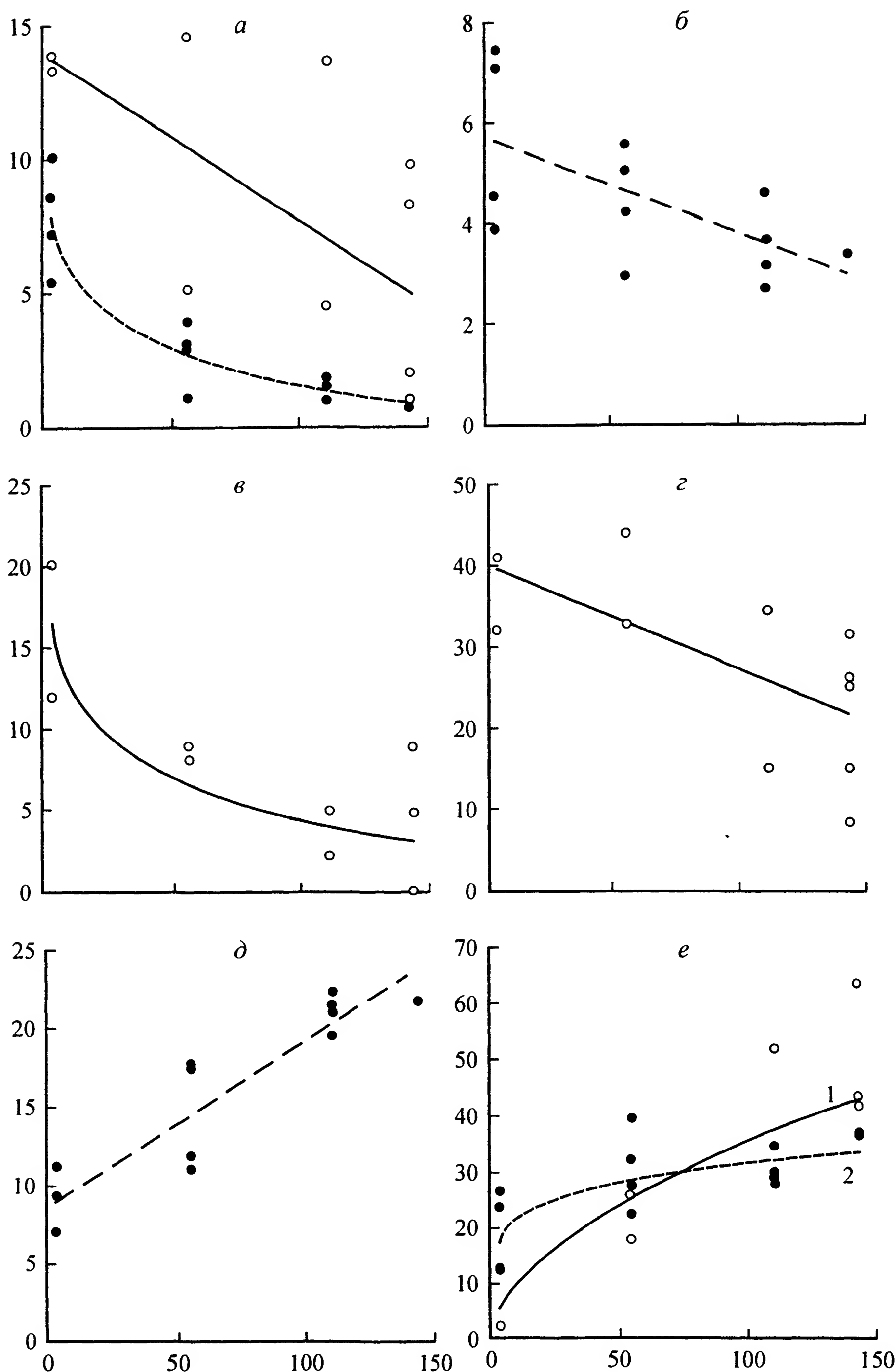


Рис. 2. Изменения парциальных объемов тканей и свободных пространств в листьях однодольных (светлые символы, сплошные линии регрессии) и двудольных (черные символы, прерывистые линии регрессии) растений на градиенте влажности почвы.

По осям абсцисс — запас воды в верхнем (0—30 см) слое почвы, мм; по осям ординат — парциальные объемы (%): *а* — проводящих тканей, *б* — обкладок пучков, *в* — склеренхимы, *г* — губчатой паренхимы, *д* — межклетников губчатой паренхимы, *е* (1) — воздушных полостей и межклетников, *е* (2) — межклетников.

Следует отметить отсутствие коррелятивных связей парциальных объемов эпидермиса, столбчатой паренхимы, в целом хлоренхимы (совокупности губчатой и столбчатой паренхимы за вычетом клеток, не содержащих хлорофилл) с влажностью почвы и у однодольных, и у двудольных растений.

Структурные корреляции в листьях растений

Эпидермис. Как для однодольных, так и для двудольных растений обнаружены корреляции парциальных объемов эпидермиса и хлоренхимы (рис. 3, *а*). Для однодольных эта связь положительна (рис. 3, *а—1*; r^2 = 0.409), для двудольных — отрицательна (рис. 3, *а—2*; r^2 = 0.428). Такое значительное различие между этими группами видов обусловлено, судя по всему, разными парциальными объемами хлоренхимы. У двудольных растений эти объемы заметно больше, чем у однодольных, и при увеличении долевого участия эпидермиса в листьях уменьшаются. У однодольных напротив — относительное увеличение эпидермиса сопровождается увеличением доли хлоренхимы в листьях растений. В целом для обеих групп растений корреляция между парциальными объемами эпидермиса и хлоренхимы удовлетворительно описывается полиномом второй степени (рис. 3, *а—3*; r^2 = 0.575). Это означает, что увеличение объема эпидермиса до 15—20 % сопровождается увеличением объема хлоренхимы, а при больших объемах эпидермальной ткани участие хлоренхимы в сложении листьев уменьшается.

Для однодольных растений выявлена коррелятивная связь между парциальными объемами эпидермиса и воздушных полостей (рис. 3, *б*; r^2 = 0.491). При увеличении доли эпидермальной ткани участие воздушных полостей в сложении листа уменьшаётся. Эта корреляция обусловлена наличием очень тесной связи (r^2 = 0.775) между парциальными объемами воздушных полостей и хлоренхимы в листьях однодольных растений (рис. 6, *б*). Поскольку объемы хлоренхимы и эпидермиса взаимосвязаны (рис. 3, *а—1*), то́ и объемы воздушных полостей и эпидермиса у однодольных оказываются зависимыми друг от друга (рис. 3, *б*). Здесь мы видим первые признаки того, что парциальные объемы всех тканей и свободных пространств в листьях однодольных растений оказываются в той или иной степени зависимыми друг от друга. Изменение доли участия какой-либо одной ткани или межклеточников неизбежно ведет к коррелятивным изменениям парциальных объемов других структур мезофилла.

Склеренхима. Эта ткань встречалась в листьях только однодольных растений. Были обнаружены корреляции склеренхимы с проводящей тканью[1] (рис. 4, *а*; r^2 = 0.477), губчатой паренхимой (рис. 4, *б*; r^2 = 0.642) и свободными пространствами (суммой воздушных полостей и межклетников) в листьях (рис. 4, *в*; r^2 = 0.824).

Связь склеренхимы с проводящей тканью и губчатой паренхимой выражена не очень отчетливо, однако прослеживается общая тенденция более или менее согласованного увеличения парциальных объемов этих тканей с увеличением доли участия склеренхимы в сложении листьев. Наиболее сильно проявляется взаимосвязь между свободными пространствами листьев и склеренхимой. Увеличение относительных объемов склеренхимы сопровождается уменьшением доли участия свободных пространств в сложении мезофилла (т. е. его уплотнением), и наоборот. Это может быть обусловлено тем, что свободные пространства и склеренхима в листьях однодольных на градиенте влажности почвы изменяются в противоположных направлениях (рис. 2, *а, е*). Но не исключено и прямое взаимодействие между ними: развитие склеренхимы в аридных экотопах препятствует увеличению свободных пространств, а развитие свободных пространств во влажных местообитаниях ограничивает увеличение относительного объема склеренхимы.

---

[1] Здесь и в дальнейшем под корреляциями между какими-либо структурами листьев мы будем иметь в виду корреляции между парциальными объемами этих структур.

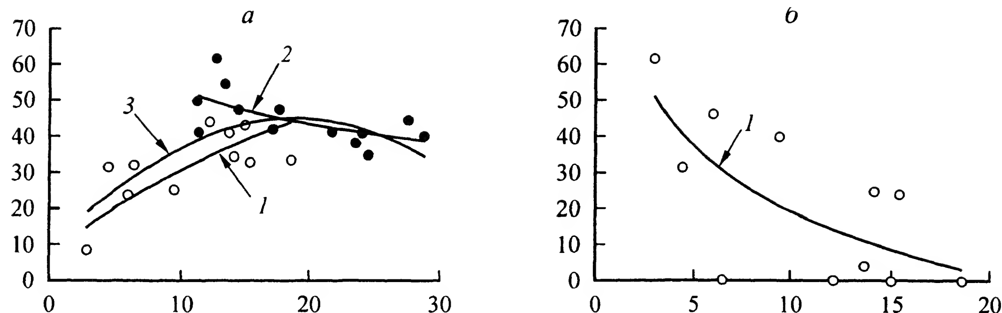


Рис. 3. Корреляции парциальных объемов эпидермиса с парциальными объемами хлоренхимы (*а*) и воздушных полостей (*б*) в листьях однодольных (светлые символы) и двудольных (черные символы) растений.

Цифрами обозначены линии регрессии для однодольных (*1*), двудольных (*2*), однодольных и двудольных (*3*) растений. По осям абсцисс — парциальный объем (%) эпидермиса; по осям ординат — парциальные объемы (%): *а* — хлоренхимы, *б* — воздушных полостей.

Рис. 4. Корреляции парциальных объемов склеренхимы с парциальными объемами проводящей ткани (*а*), губчатой паренхимы (*б*), воздушных полостей и межклетников (*в*) в листьях однодольных растений.

По осям абсцисс — парциальные объемы (%) склеренхимы; по осям ординат — парциальные объемы (%): *а* — проводящих тканей, *б* — губчатой паренхимы, *в* — воздушных полостей и межклетников.

Свободные пространства в листьях. Однодольные и двудольные растения в своей совокупности подчиняются общей тенденции. Эта тенденция заключается в уменьшении парциального объема межклетников губчатой паренхимы с увеличением доли участия проводящей ткани (рис. 5, *а*; $r^2 = 0.687$), а также суммарной доли проводящей ткани и обкладок пучков (рис. 5, *б*; $r^2 = 0.732$). Это может быть связано с тем, что проводящие пучки, как правило, расположены в губчатой паренхиме и их большее развитие в сухих местообитаниях ограничивает увеличение парциальных объемов межклетников губчатой паренхимы.

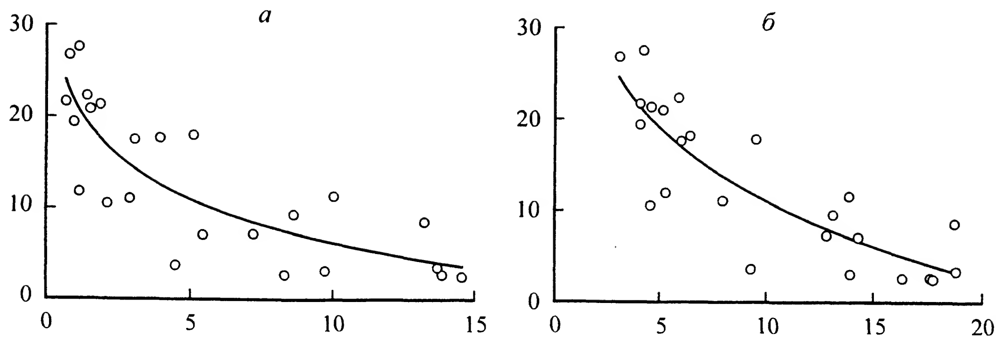


Рис. 5. Корреляции парциальных объемов проводящих тканей и обкладок пучков с парциальными объемами межклетников губчатой паренхимы в листьях однодольных и двудольных растений.

По осям абсцисс — парциальные объемы (%): *а* — проводящих тканей, *б* — проводящих тканей и обкладок пучков; по осям ординат — парциальные объемы (%) межклетников губчатой паренхимы.

Уменьшение межклеточных пространств коррелятивно связано с увеличением паренхимных тканей в листьях однодольных и двудольных растений. Так, уменьшение совокупности воздушных полостей и межклетников у однодольных растений сопровождается увеличением губчатой паренхимы (рис. 6, *а—1*; $r^2 = 0.700$). Уменьшение парциальных объемов межклетников в листьях двудольных также связано с увеличением доли участия губчатой паренхимы (рис. 6, *а—2*; $r^2 = 0.464$). Кроме того, для однодольных растений обнаружена очень тесная ($r^2 = 0.775$) отрицательная зависимость между парциальными объемами воздушных полостей и хлоренхимы (рис. 6, *б*).

Хлоренхима. Выше уже были рассмотрены корреляции между эпидермисом и хлоренхимой у однодольных и двудольных растений (рис. 3, *а*), склеренхимой и губчатой паренхимой (рис. 4, *б*), межклетными пространствами и паренхимой (рис. 6, *а—1, б*) у однодольных, губчатой паренхимой и межклетниками (рис. 6, *а—2*) у двудольных. Кроме того, можно увидеть наличие не очень тесной ($r^2 = 0.487$) отрицательной связи между совокупностью всех свободных пространств и хлоренхимой в листьях однодольных растений. Интересно отметить, что не было обнаружено коррелятивных связей столбчатой паренхимы с другими структурами листа. Эта ткань развивается, судя по всему, достаточно автономно как у однодольных (у которых, впрочем, она обнаруживается у небольшого числа видов), так и у двудольных растений.

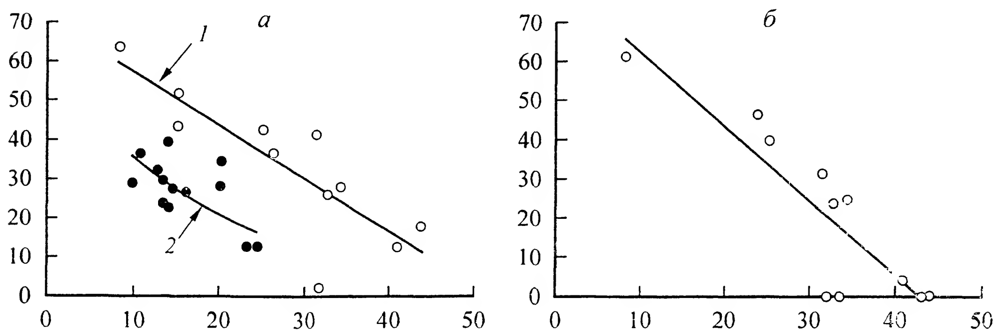


Рис. 6. Корреляции между парциальными объемами свободных пространств и губчатой паренхимы в листьях однодольных (*1*, светлые символы) и двудольных (*2*, черные символы) растений (*а*) и между парциальными объемами хлоренхимы и воздушных полостей в листьях однодольных растений (*б*).

По осям абсцисс — парциальные объемы (%): *а (1)* — воздушных полостей и межклетников, *а (2)* — межклетников, *б* — воздушных полостей; по осям ординат — парциальные объемы (%): *а* — губчатой паренхимы, *б* — хлоренхимы.

Обобщение структурных корреляций

Все структурные корреляции, о которых было упомянуто выше, обобщены на схемах отдельно для однодольных (рис. 7, *а*) и двудольных (рис. 7, *б*) растений. Эти схемы иллюстрируют значительные различия между данными группами видов по степени коррелированности объемов тканей и свободных пространств в листьях. У однодольных растений практически все структуры листьев объединены в одну корреляционную систему. Изменения в любом из звеньев этой системы повлекут за собой неизбежные трансформации во всех остальных. Например, обитая в более

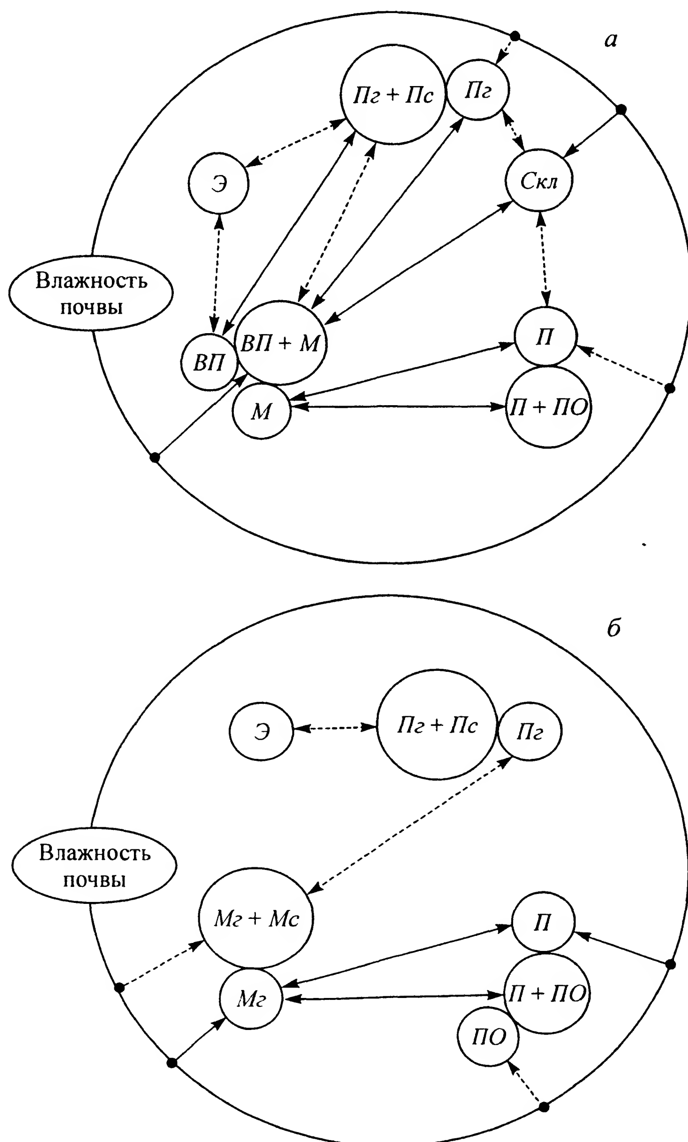


Рис. 7. Схемы структурных корреляций в листьях однодольных (*а*) и двудольных (*б*) растений.

Сильные связи (коэффициенты детерминации больше 0.6) показаны сплошными линиями, слабые (коэффициенты детерминации меньше 0.6) — прерывистыми. *Э* — эпидермис, *Скл* — склеренхима, *Пг* — губчатая паренхима, *Пс* — столбчатая паренхима, *П* — проводящая ткань, *ПО* — паренхимная обкладка пучков, *М* — межклетники, *Мг* — межклетники губчатой паренхимы, *Мс* — межклетники столбчатой паренхимы, *ВП* — воздушные полости.

засушливых условиях почвенного водоснабжения, однодольные формируют меньшее количество межклеточных пространств в листьях. Сопряженно с этим меняются соотношения парциальных объемов всех остальных листовых структур: увеличатся относительные объемы склеренхимы и проводящих тканей (вместе с обкладками пучков), увеличится количество хлоренхимы, изменится удельный объем эпидермиса.

Двудольные растения, в противоположность однодольным, демонстрируют большую автономность парциальных объемов тканей листа. У них сохранится тесная связь между межклетниками и проводящими тканями, а также между межклетниками и губчатой паренхимой. Хлоренхима в целом и в какой-то степени эпидермис развиваются достаточно самостоятельно. При ухудшении условий почвенного водоснабжения у двудольных растений, так же как и у однодольных, произойдет некоторое уменьшение доли межклетников, особенно в губчатой паренхиме. В соответствии с этим изменится относительное количество в листьях проводящих тканей и губчатой паренхимы. При этом совершенно необязательно произойдут изменения парциальных объемов хлоренхимы в целом и эпидермиса.

Такие значительные различия между однодольными и двудольными растениями могут быть обусловлены фундаментальными различиями в росте их листьев. Листья однодольных имеют поляризованный (интеркалярный) рост из точечного источника клеток в основании листа. Таким образом, наиболее старые клетки находятся в верхней части листовых пластинок. Следовательно, бóльшая часть листа однодольных находится в сформированном состоянии и если претерпевает изменения, то только путем растяжения клеток. В то же время относительные объемы тканей закладываются в одной зоне роста и диктуются, судя по всему, конкретными условиями произрастания. В этом отношении рост листьев однодольных более сходен с ростом осевых органов — стеблей и корней.

Листья двудольных имеют много точек роста, мозаично расположенных на пластинке, а клоны новых клеток образуются на протяжении всего периода роста и развития листьев. Естественно, что в этой модели роста изначальная скоррелированность парциальных объемов тканей может не сохраняться. Наибольшее значение приобретают свободные пространства и проводящие ткани листьев двудольных, парциальные объемы которых изменяются строго скоррелированно с условиями почвенного водоснабжения.

Структурно-функциональные корреляции в листьях растений

Интенсивность транспирации. Скорость испарения воды с поверхности листьев однодольных и двудольных растений связана с плотностью сложения мезофилла. Во всех случаях интенсивность транспирации выше у тех видов, у которых наблюдалось относительно большее количество межклеточных пространств в листьях. Так, для однодольных растений выявляются корреляции интенсивности транспирации с парциальными объемами межклетников (рис. 8, *а—1*; $r^2 = 0.624$), а также суммарного объема воздушных полостей и межклетников ($r^2 = 0.685$). Для двудольных также характерна тесная зависимость интенсивности транспирации от суммарного объема межклетников в листьях растений (рис. 8, *а—2*; $r^2 = 0.685$).

Поскольку межклеточные пространства коррелятивно связаны с различными тканями листьев обеих групп растений, выявляются отрицательные корреляции скорости транспирации с проводящей тканью (рис. 8, *б—1*; $r^2 = 0.748$) и склеренхимой (рис. 8, *в*; $r^2 = 0.777$) у однодольных, а также с проводящей тканью (рис. 8, *б—2*; $r^2 = 0.624$) и губчатой паренхимой (рис. 8, *г*; $r^2 = 0.389$) — у двудольных. Однако эти связи вряд ли имеют существенное и непосредственное влияние на скорость испарения воды.

Водный дефицит. Для оценки водного дефицита в листьях растений мы использовали насыщающее содержание воды (отношение количества воды, попавшего в листья в процессе насыщения, к их сухой массе). Для видов однодольных растений выявлена достаточно тесная ($r^2 = 0.442$) корреляция между парциальным объемом

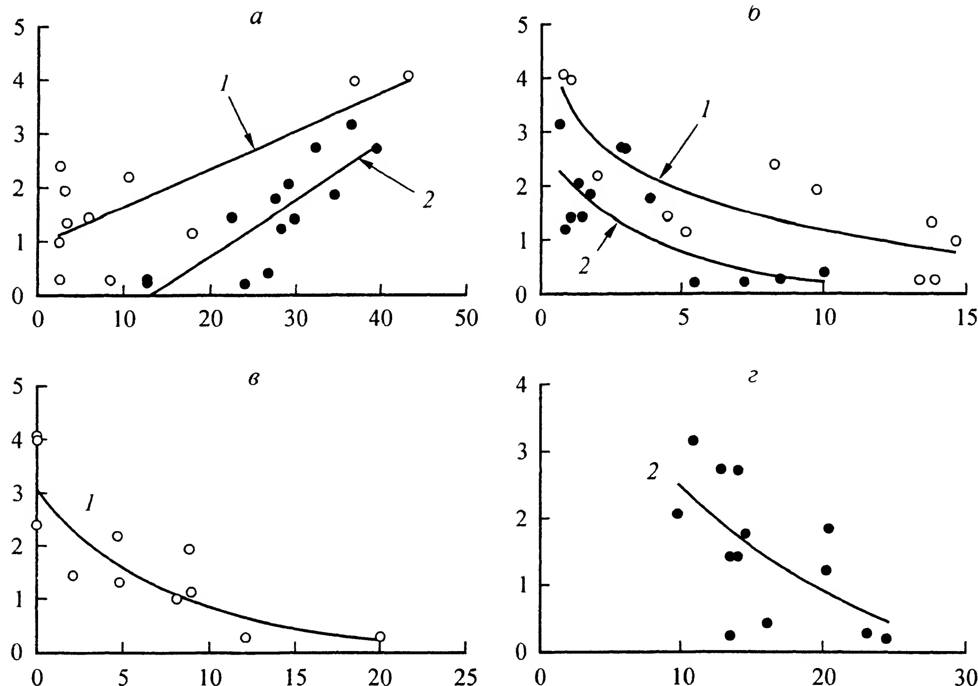


Рис. 8. Корреляции между интенсивностью транспирации и парциальными объемами тканей и свободных пространств в листьях однодольных (*1*, светлые символы) и двудольных (*2*, черные символы) растений.

По осям абсцисс — парциальные объемы (%): *а* — межклетников, *б* — проводящих тканей, *в* — склеренхимы, *г* — губчатой паренхимы; по осям ординат — интенсивность транспирации, $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух. массы} \cdot ч^{-1}$.

эпидермиса и насыщающим содержанием воды (рис. 9, *а*). Эта связь показывает, что у видов со сравнительно небольшим (меньше 7 %) парциальным объемом эпидермиса наблюдаются наиболее высокие значения насыщающего содержания воды. У видов двудольных растений парциальный объем эпидермиса не связан с насыщающим содержанием воды (рис. 9, *г*). Отсутствие такой зависимости, возможно, свидетельствует о том, что эпидермис не является единственной тканью, накапливающей воду, она достаточно свободно проникает и в ткани мезофилла.

Для однодольных растений обнаружена связь между парциальным объемом паренхимной обкладки пучков и этим показателем водного режима (рис. 9, *б*; $r^2 = 0.420$). Чем больше (в относительном выражении) развита паренхимная обкладка, тем больше насыщающее содержание воды. Можно предположить, что вода, поступающая в листья в процессе насыщения, концентрируется преимущественно в клетках паренхимных обкладок пучков. Это тем более вероятно, что ни с какими другими тканями мезофилла корреляции насыщающего содержания воды обнаружено не было.

Для двудольных растений характерно наличие коррелятивной связи между парциальным объемом губчатой паренхимы и насыщающим содержанием воды (рис. 9, *д*; $r^2 = 0.388$). Поскольку не было обнаружено корреляций этого показателя водного режима с другими тканями мезофилла, можно предположить, что у двудольных растений вода в процессе насыщения листьев попадает преимущественно в губчатую паренхиму, которая и играет роль основного ее накопителя.

Помимо этого обнаружена отрицательная корреляция насыщающего содержания воды с парциальными объемами межклетников как для однодольных (рис. 9, *в*; $r^2 = 0.583$), так и для двудольных (рис. 9, *е*; $r^2 = 0.600$) растений. Отрицательные корреляции насыщающего содержания воды с парциальными объемами межклетников можно объяснить тем, что вода в процессе насыщения перемещается по осмотическим

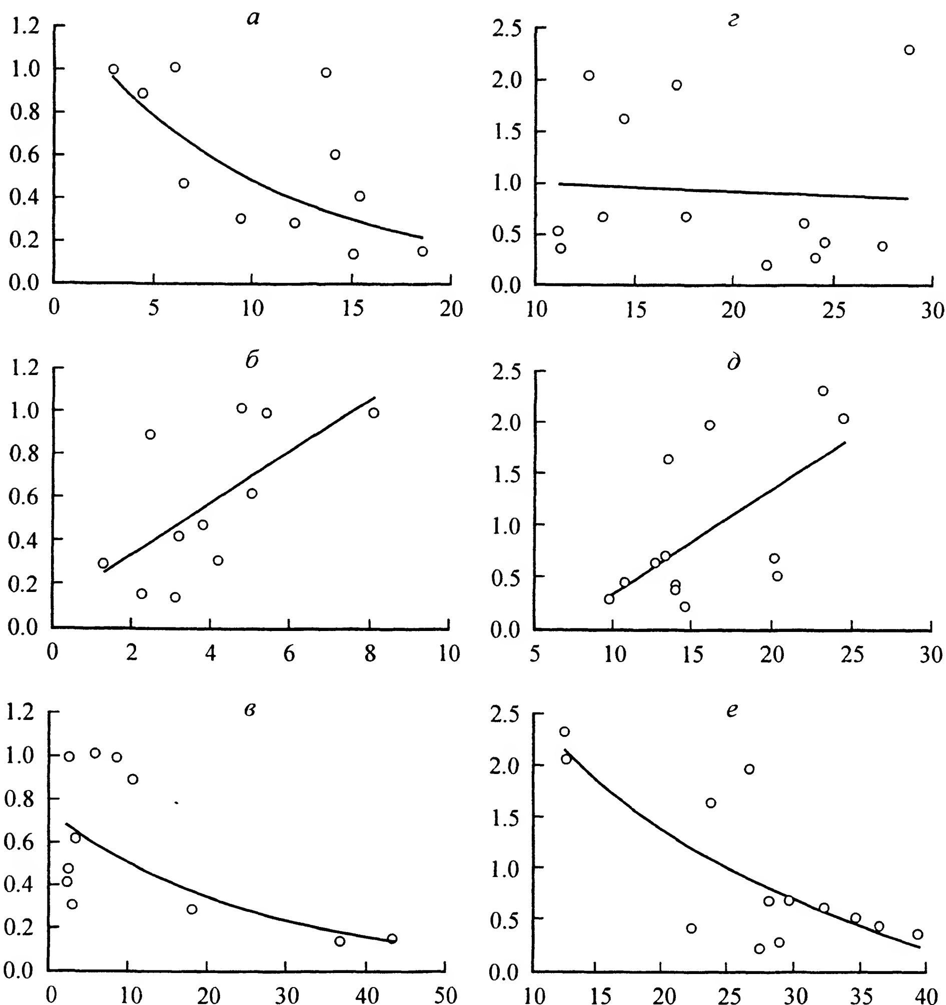


Рис. 9. Межвидовые корреляции между структурными характеристиками листьев и насыщающим содержанием воды у однодольных (*а*—*в*) и двудольных (*г*—*е*) растений.

По осям абсцисс — парциальные объемы (%): *а, г* — эпидермиса, %, *б* — паренхимной обкладки пучков, *д* — губчатой паренхимы, *в, е* — межклетников; по осям ординат — насыщающее содержание воды, $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух.массы}$.

градиентам вакуолизированных тканей, минуя межклетники. Чем меньше развиты межклетники и больше эти ткани, тем бóльшие объемы потоков воды они могут пропустить.

Содержание воды в листьях. Для однодольных выявлена очень тесная зависимость (рис. 10, *а*; $r^2 = 0.759$) содержания воды от парциального объема всего (межклетников + воздушных полостей) свободного пространства листьев. У двудольных оводненность листьев в наибольшей степени зависит от объема межклетников губчатой паренхимы (рис. 10, *г*—*1*; $r^2 = 0.630$) и несколько меньше от всего объема межклетников (рис. 10, *г*—*2*; $r^2 = 0.586$). Эти факты показывают, что оводненность листьев связана преимущественно со свободным пространством мезофилла. Кроме того, выявляется очень тесная отрицательная зависимость содержания воды в листьях однодольных (рис. 10, *б*; $r^2 = 0.645$) и двудольных (рис. 10, *д*; $r^2 = 0.684$) растений от соответствующих парциальных объемов проводящей ткани мезофилла. Для однодольных растений характерно также наличие отрицательной связи между оводненностью листьев и губчатой паренхимой (рис. 10, *в*; $r^2 = 0.648$), для двудольных — между

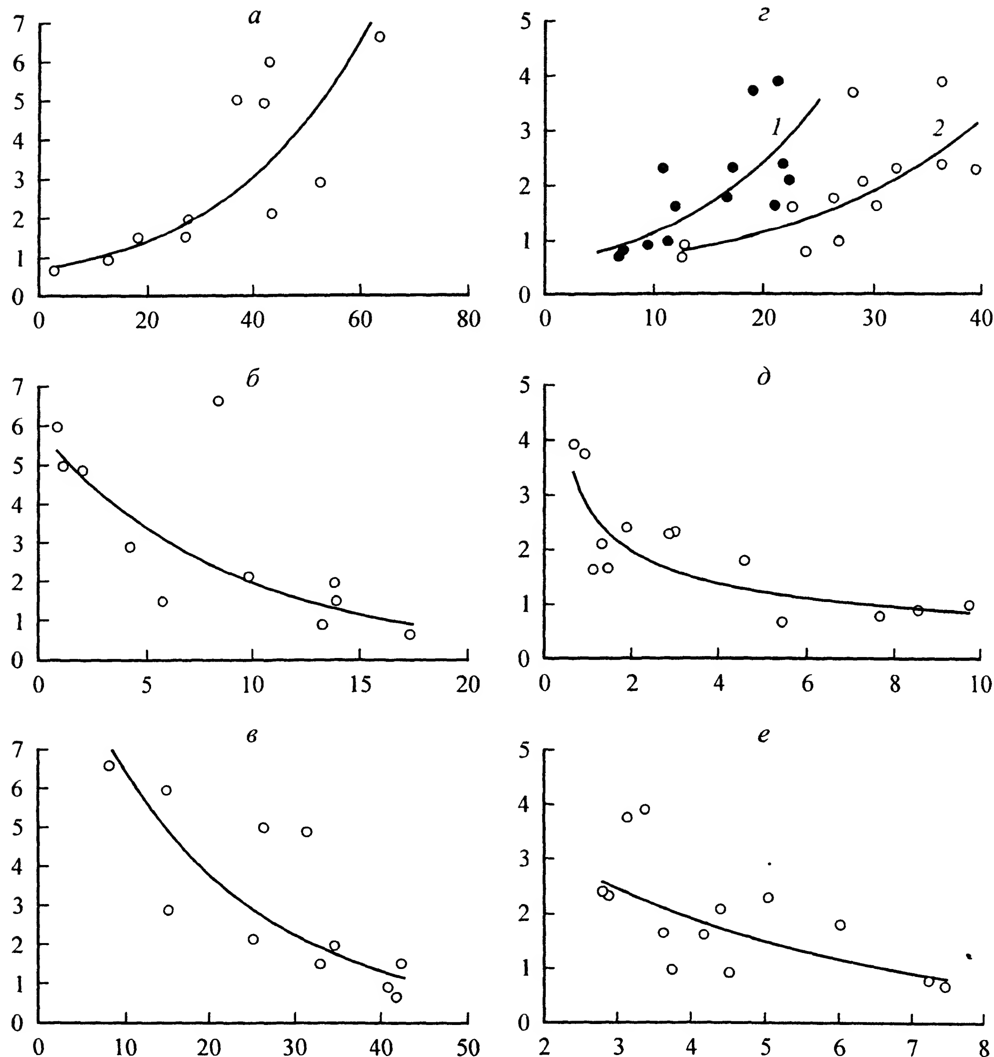


Рис. 10. Зависимость содержания воды от парциальных объемов тканей мезофилла и свободных пространств в листьях однодольных (*а*—*в*) и двудольных (*г*—*е*) растений.

По осям абсцисс — парциальные объемы (%): *а* — межклетников и воздушных полостей, *б*, *д* — проводящих тканей, *в* — губчатой паренхимы, *г* (*1*) — межклетников губчатой паренхимы, *г* (*2*) — межклетников, *е* — паренхимной обкладки пучков; по осям ординат — содержание воды, $г_{воды} \cdot г^{-1}_{сух. массы}$.

содержанием воды и паренхимной обкладкой пучков (рис. 10, *е*; $r^2 = 0.473$). Чем большее развитие в мезофилле получают перечисленные ткани, тем меньше содержание воды в листьях (и больше удельная масса сухого вещества).

Осмотическое давление клеточного сока. Выявлены достаточно тесные статистические связи между парциальными объемами проводящих тканей (без учета паренхимной обкладки пучков) и осмотическим давлением клеточного сока у однодольных (рис. 11, *а*; $r^2 = 0.749$) и двудольных (рис. 11, *г*; $r^2 = 0.687$) растений. У видов с наиболее высоким парциальным объемом проводящей ткани наблюдаются и более высокие величины осмотического давления. Для видов со слабо развитыми пучками характерно низкое осмотическое давление.

Для однодольных растений выявлена тесная статистическая связь (рис. 11, *б*; $r^2 = 0.658$) парциальных объемов губчатой паренхимы с осмотическим давлением

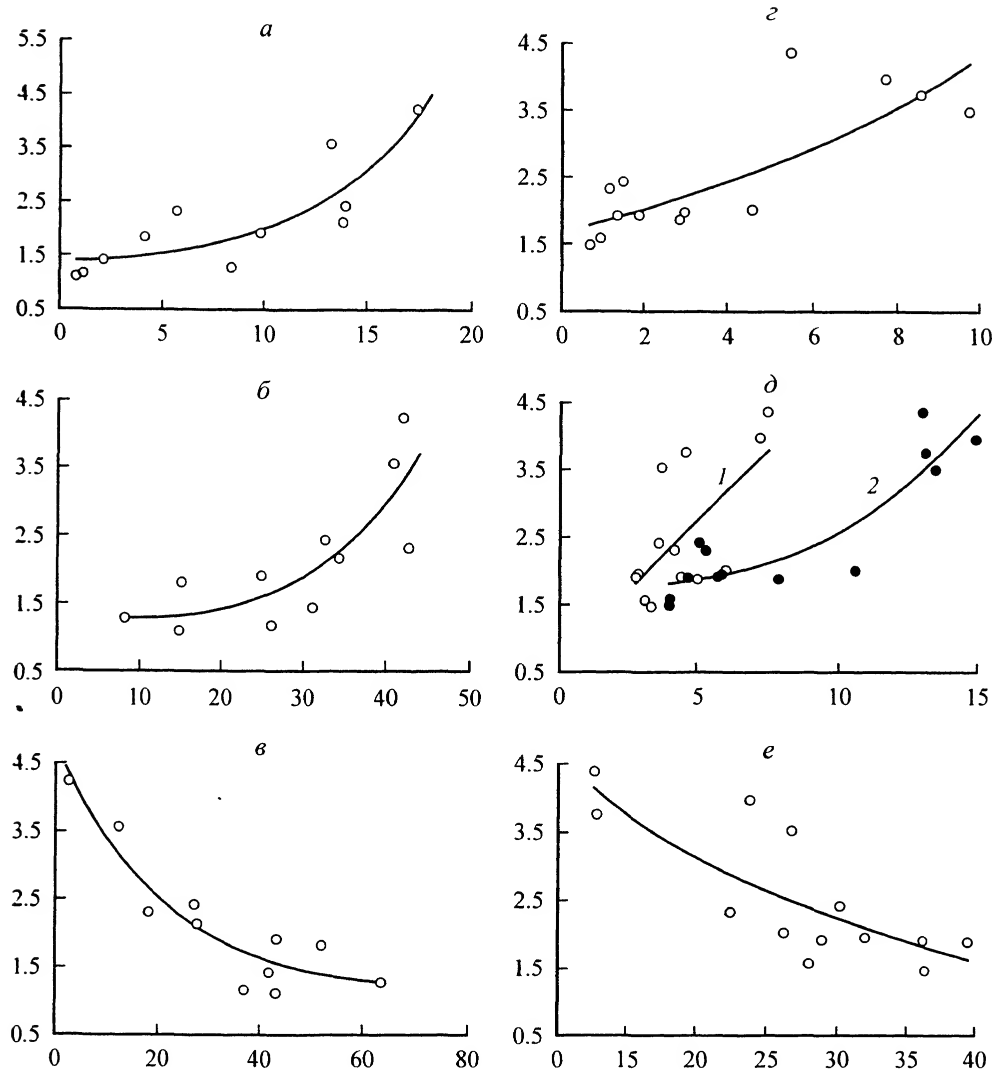


Рис. 11. Связь осмотического давления клеточного сока с парциальными объемами тканей мезофилла и свободных пространств в листьях однодольных (*а—в*) и двудольных (*г—е*) растений.

По осям абсцисс — парциальные объемы (%): *а*, *г* — проводящих тканей, *б* — губчатой паренхимы, *в* — воздушных полостей и межклетников, *д* (*1*) — паренхимной обкладки пучков, *д* (*2*) — проводящих тканей и паренхимной обкладки пучков, *е* — межклетников; по осям ординат — осмотическое давление, МПа.

клеточного сока. У видов однодольных с наиболее развитой губчатой паренхимой могут наблюдаться и наиболее высокие величины осмотического давления. В отличие от однодольных для двудольных растений характерна статистическая связь (рис. 11, *д—1*; r^2 = 0.438) между парциальными объемами паренхимных обкладок пучков и этим показателем водного режима. С учетом обсуждавшейся выше связи между осмотическим давлением и парциальным объемом проводящей ткани (рис. 11, *г*) можно сказать, что весь пучок (включая флоэму, ксилему и паренхимную обкладку) двудольных растений является зоной высокого осмотического давления (рис. 11, *д—2*; r^2 = 0.808). Кроме того, для этой группы видов не обнаружено статистических связей осмотического давления с другими тканями мезофилла (в частности, с хлоренхимой). Можно поэтому предположить, что у двудольных расте-

ний растворимые (т. е. осмотически активные) вещества локализуются преимущественно в проводящих пучках и их обкладках.

Как для однодольных, так и для двудольных растений выявлены статистические связи осмотического давления клеточного сока с плотностью сложения мезофилла. Мерой плотности сложения мезофилла у однодольных служит сумма парциальных объемов межклетников и воздушных полостей, у двудольных — парциальные объемы межклетников. Чем больше свободных пространств в листьях растений, тем менее плотно сложен мезофилл, и наоборот. Плотность мезофилла отражает степень реализации растяжения листьев, она зависит только от водоснабжения. В условиях водного дефицита реализация растяжения очень низкая, вследствие чего наблюдается почти полное отсутствие межклетников и плотный мелкоклеточный мезофилл. Это связано с расположением видов на градиенте влажности почвы. Видимо поэтому в листьях однодольных (рис. 11, *в*; $r^2 = 0.867$) и двудольных (рис. 11, *е*; $r^2 = 0.628$) растений с наиболее плотным сложением мезофилла наблюдаются максимальные величины осмотического давления клеточного сока, а в листьях растений с рыхлым мезофиллом — минимальные.

Обобщение структурно-функциональных корреляций

Несмотря на заметные различия между системами структурных корреляций однодольных и двудольных растений (рис. 7), структурно-функциональные корреляции у этих групп видов имеют много общего (рис. 12).

Интенсивность транспирации и содержание воды у обеих групп растений связаны в основном со свободными пространствами листьев. Это неоднозначно свидетельствует о том, что вода локализована в основной своей массе (до 67—70 % свободной воды) в межклеточных пространствах. Сама возможность поддержания достаточно интенсивной транспирации может зависеть от количества воды в межклетниках. Так, А. А. Зялалов (1984) отмечает, что при пониженной влажности межклетников падает проводимость, затормаживается поступление воды к устьицам и околоустьичным клеткам и, следовательно, снижается интенсивность транспирации (с другой стороны, локализация большого количества свободной воды в них может свидетельствовать также о том, что, попадая в симпласт по осмотическим градиентам, вода быстро переходит в связанную форму). Локализация большого количества воды в межклетниках, таким образом, должна приводить к очень тесной взаимозависимости между оводненностью листьев и транспирацией в подавляющем большинстве случаев. Кроме того, такая локализация зависит от плотности сложения ассимилирующих органов. Поэтому различия между однодольными и двудольными как по содержанию воды в листьях, так и по скорости ее испарения следует искать в разной склероморфности листьев этих групп растений.

Развитие водного дефицита на градиенте влажности почвы, по-видимому, является зеркальным отражением процесса насыщения. Если пулами насыщения однодольных растений являются клетки паренхимной обкладки пучков (рис. 9, *б*), а двудольных — губчатая паренхима (рис. 9, *д*), то и потери воды при формировании водного дефицита должны происходить преимущественно из этих тканей, вслед за первичной ее потерей из апопласта. В разных частях градиента влажности почвы можно наблюдать разное соотношение тканей мезофилла и соответственно разное развитие тканей, выступающих в роли осмотически активных пулов насыщения водой. Это создает определенные предпосылки для формирования водного дефицита. Если эти предпосылки находятся в соответствии с условиями увлажнения экотопов, то они будут реализованы. Т. е. первичным фактором для формирования водного дефицита является, судя по всему, анатомическое строение мезофилла, которое опосредует воздействие условий увлажнения экотопов на этот процесс водного режима растений, а также распределение возникающих потоков между симпластом и апопластом. В то же время в крайне аридных местообитаниях развитие водного дефицита может идти как лавинообразный процесс во всех тканях листьев и главным фактором этого

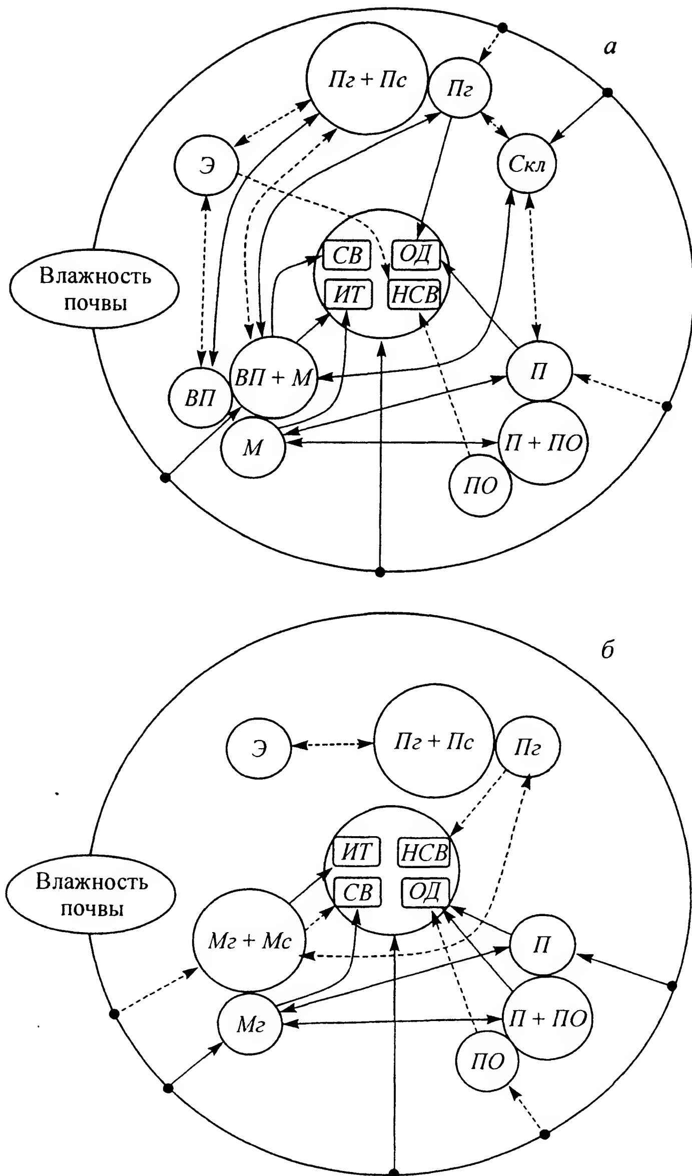


Рис. 12. Схемы структурно-функциональных корреляций в листьях однодольных (*а*) и двудольных (*б*) растений.

Сильные связи (коэффициенты детерминации больше 0.6) показаны сплошными линиями, слабые (коэффициенты детерминации меньше 0.6) — прерывистыми. *ИТ* — интенсивность транспирации, *НСВ* — насыщающее содержание воды, *СВ* — содержание воды, *ОД* — осмотическое давление. Остальные обозначения те же, что и на рис. 7.

процесса должны быть условия недостаточного почвенного водоснабжения. Помимо этого, количественные различия по средним величинам дефицита водного насыщения между однодольными и двудольными растениями могут быть обусловлены тем, что вода в процессе насыщения поступает в пулы, которые значительно различаются по своим возможностям запасания: у однодольных растений — в паренхимную обкладку пучков (парциальные объемы 1—8 %), а у двудольных — в губчатую паренхиму (парциальные объемы 10—25 %).

Различия между однодольными и двудольными растениями проявляются в том, что разные ткани являются зонами повышенного осмотического давления. Для однодольных растений это губчатая паренхима (рис. 12, *а*), для двудольных — весь пучок (включая паренхимные обкладки). Поэтому можно предположить, что у двудольных растений растворимые (т. е. осмотически активные) вещества локализуются преимущественно в проводящих пучках и их обкладках. Это может свидетельствовать о том, что количество образовавшихся в хлоренхиме ассимилятов примерно равно количеству ассимилятов, загружаемых во флоэму пучков. У однодольных растений, возможно, происходит некоторая задержка оттока и накопление ассимилятов в губчатой паренхиме, что и проявляется в соответствующей корреляции.

Обсуждение

Полученные в ходе сравнительных исследований данные обнаружили существенные различия состава тканей, структурной организации водных потоков и показателей водного обмена в первую очередь для групп однодольных и двудольных растений. Это провоцирует на более глубокий анализ различий их жизненных форм. Очевидно, что все изученные признаки связаны с особенностями морфогенеза этих групп растений. Однодольным свойственны интеркалярные по положению меристемы, интеркалярный по этой причине рост надземных органов, их осевое (не латеральное на осях) заложение и горизонтальный характер онтогенетического развития особей (горизонтальная модель смены метамеров). Апикальный рост и развитие двудольных, вытекающие из апикального положения меристем, сопряжены с латеральным заложением листьев и побегов, с вертикальной моделью смены метамеров. Листья однодольных не являются такими же, как листья двудольных, латеральными органами, они не гомологичны по происхождению и не идентичны по структуре. Сходство только функциональное: в паренхимных тканях тех и других органов синтезируется хлорофилл и они становятся в ходе развития фотосинтезирующими органами, хотя для однодольных скорее осевыми, а для двудольных — боковыми: Базирующийся на разном положении меристем характер развития и смены функционирующих органов для них принципиально различен. Различна и общая схема развития транспортной системы, структура которой наиболее точно отражает специфику жизненной формы. Структурные особенности транспортной системы у однодольных и двудольных растений, связанные с разным характером формирования и смены их листьев, уже обсуждались (Гамалей, 2002а, 2002б). Реже обсуждаемыми и менее понятыми представляются структурные и функциональные последствия, вытекающие из особенностей морфогенеза однодольных и двудольных.

Модель дифференциации клеток и тканей детерминирована схемой распределения транзитных для клеток транспортных потоков, управляющих дифференцированной экспрессией их геномов (Koch, 1996; Гамалей, 1997, 2002а, 2002б; Лутова и др., 2000). Следовательно, различия организации транспортной системы сходных функционально, но не гомологичных органов однодольных и двудольных, базирующиеся на разном морфогенезе (разных моделях формирования и смены метамеров), предполагают появление еще большего спектра различий гистогенеза, которые оказываются вторичными, производными относительно различий морфогенеза. Особенности гистогенеза в свою очередь ведут к еще более детальным различиям структуры и состава тканей, типов специализации клеток, распределения пулов запасания воды и осмотиков, прямых и косвенных признаков организации водного обмена, которые и были обнаружены в ходе проведенных исследований. Это дает повод вернуться еще раз к обсуждению особенностей морфогенеза, гистогенеза, структуры и функционирования проводящей системы и других тканей однодольных и двудольных растений в свете данных опубликованной серии из 4 статей по водному режиму (Шереметьев, 2002а, 2002б, 2002в, 2003).

В ходе сравнительных исследований состава тканей установлен больший парциальный объем хлоренхимы в листьях двудольных (рис. 1). Одновременно у них

найдена отрицательная связь между объемами мезофилла и эпидермы, что вполне укладывается в известную модель роста и особенно растяжения листьев двудольных. На эти факты раньше как будто не обращалось внимания, по крайней мере авторам не известны литературные данные такого рода. Можно ли интерпретировать большой объем хлоренхимы в листьях двудольных как показатель их более высокой специализации как фотосинтетических органов? По-видимому, да. Эта тенденция прослеживается и вдоль филогенетических линий двудольных от исходных к более продвинутым таксонам.

В отличие от двудольных для однодольных найдена отрицательная связь между объемами эпидермиса и межклетников. Это объясняется осевым (не латеральным) направлением растяжения фотосинтетических органов, при котором все тканевые объемные соотношения оказываются более жестко зависимыми друг от друга, чем в латерально растягивающихся листьях двудольных.

Значительно больший объем опорных элементов (склеренхимы) в листьях однодольных растений свидетельствует о том, что их листовые органы сочетают фотосинтетическую функцию не только с транспортной, но и с опорной. Это естественно вытекает из их осевой природы. Полифункциональность — тоже показатель более низкой специализации. Развитие склеренхимы меняет соотношение всех остальных тканей не в направлении оптимизации ведущей функции. На примере однодольных это очевидно. В листьях двудольных отдельные склереиды могут встречаться внутри пучков, но никогда не оформлены в тканевые тяжи и не влияют сколько-нибудь существенно на тканевой состав.

Среди связей функциональных показателей водного обмена с моделью развития и тканевым составом зрелых ассимилирующих органов однодольных и двудольных обращает на себя внимание положительная связь интенсивности транспирации с объемом межклетников у обеих групп изученных растений. Эта связь понятна: межклетники формируются в ходе развития листа вследствие водозапасания, возможного только в условиях достаточного или скорее даже избыточного водообеспечения, в противном случае, вакуолеобразование и растяжение листа остаются не реализованными в полной мере. Структура, возникающая в таких условиях, известна как ксероморфная, не сочетаемая с высокими интенсивностями транспирации. Водозапасание, сопровождаемое растяжением клеток, — в значительной степени физический процесс, поэтому принципиальных различий между однодольными и двудольными в этом отношении быть не может.

Насыщающее содержание воды является одним из показателей, характеризующих водный дефицит в листьях растений (Шереметьев, 2002б). Развитие водного дефицита на градиенте влажности почвы, по-видимому, является зеркальным отражением процессов насыщения, наблюдаемых в экспериментах. Если пулами насыщения однодольных растений являются клетки паренхимной обкладки пучков, а двудольных — губчатая паренхима, то и потери воды при формировании водного дефицита должны происходить преимущественно из этих тканей. В разных частях градиента влажности почвы можно наблюдать разное соотношение тканей мезофилла и, соответственно, разное развитие тканей, выступающих в роли осмотически активных пулов насыщения водой. Это создает определенные предпосылки для формирования водного дефицита. Если эти предпосылки находятся в соответствии с условиями увлажнения экотопов, то они будут реализованы. Т. е. первичным фактором для формирования водного дефицита является, судя по всему, анатомическое строение мезофилла, которое опосредует воздействие условий увлажнения экотопов на этот процесс водного режима растений. В то же время в крайне аридных местообитаниях развитие водного дефицита может идти как лавинообразный процесс во всех тканях листьев и главным фактором этого процесса должны быть условия недостаточного почвенного водоснабжения.

Содержание воды в фотосинтезирующих органах тех и других растений коррелирует с объемом межклеточного пространства и со степенью вакуолизации клеток. У двудольных к наиболее вакуолизированным относятся клетки губчатой паренхимы

или ее межпучковые фрагменты, названные паравейнальной паренхимой. У однодольных губчатой паренхимы нет или она слабо выражена в силу осевого строения фотосинтетических органов, поэтому связь ее развития с содержанием воды у них и не обнаружена, а если и обнаружена, то отрицательная.

Показатели осмотического давления у обеих групп растений связаны прежде всего с объемом проводящих тканей. Это естественно, они отличаются на порядок более высокими концентрациями загружаемых во флоэму или разгружаемых из ксилемы осмотиков относительно их концентраций в паренхимных тканях. Посредниками в процессах загрузки флоэмы и разгрузки ксилемы, осуществляющими транзит, чаще всего становятся клетки паренхимной обкладки пучков или вся губчатая паренхима. У двудольных такая их специализация более развита, отсюда и наблюдаемые связи (рис. 11) развития этих тканей с осмотическим потенциалом листа.

Связь осмотического давления клеточного сока с плотностью сложения мезофилла (объемом межклетников), наблюдаемая на материале всех изученных групп растений, объясняется тем, что и тот и другой показатели напрямую зависят от количества доступной растениям воды. Плотность мезофилла отражает степень растяжения листьев вследствие вакуолизации их клеток, и зависит она только от водоснабжения. В условиях водного дефицита реализация вакуолеобразования и растяжения низкая, как вследствие отсутствие межклетников, плотный мелкоклеточный мезофилл, высокий осмотический потенциал, гарантирующий реализацию растяжения как только условия водоснабжения это позволят.

Заключение

Рассмотренные признаки свидетельствуют о том, что структурно-функциональные различия между однодольными и двудольными базируются на разной модели развития их листьев. Листья однодольных по характеру развития эволюционировали как осевые органы интеркалярного развития, листья двудольных — как более специализированные латеральные органы, включенные в апикальную систему развития побега. По этой причине чем более продвинутые таксоны сравниваются, тем контрастнее различия, и, вероятно, менее правомочно само сравнение. Складывается общее впечатление в пользу более высокой эволюционной специализации листьев двудольных, радикально отличающихся по характеру развития от осевых органов. Аналогичные по функциональному назначению, но не гомологичные им органы однодольных в ходе эволюции приобретали листоподобную структурно-функциональную организацию, но все же остались по характеру развития осевыми органами. Этим и объясняются все наблюдаемые различия состава тканей и показателей водного обмена.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность Е. С. Нескрябиной за определение видов растений, К. Е. Чеботаревой и Н. И. Филатовой за приготовление и обработку анатомических препаратов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 95-04-11195 и 98-04-49814).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевская В. К. Развитие экологической анатомии в СССР // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 5. С. 654—664.

Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.

Гамалей Ю. В. Надклеточная организация растений // Физиол. раст. 1997. Т. 44. № 6. С. 819—846.

Гамалей Ю. В. Транспорт и распределение ассимилятов. Направления, подходы и методы исследований // Физиол. раст. 2002а. Т. 49. № 1. С. 22—39.

Гамалей Ю. В. Экологическая дифференциация двудольных. I. Деревья и травы // Успехи совр. биол. 2002б. Т. 122. № 1. С. 55—72.

Зялалов А. А. Физиолого-термодинамический аспект транспорта воды по растению. М., 1984. 136 с.

Лутова Л. А., Проворов Н. А., Тиходеев О. Н. и др. Генетика развития растений. СПб., 2000. 538 с.

Шереметьев С. Н. Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. I. Интенсивность транспирации // Бот. журн. 2002а. Т. 87. № 8. С. 46—68.

Шереметьев С. Н. Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. II. Дефицит водного насыщения // Бот. журн. 2002б. Т. 87. № 10. С. 54—73.

Шереметьев С. Н. Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. III. Содержание воды // Бот. журн. 2002в. Т. 87. № 11. С. 27—49.

Шереметьев С. Н. Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. IV. Осмотическое давление клеточного сока // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 26—51.

Шереметьев С. Н., Филатова Н. И., Чеботарева К. Е., Нескрябина Е. С. Функционально-структурная организация некоторых растений крупноразнотравно-дернистоосокового сообщества поймы реки Хопёр (Воронежская область) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 63—76.

Шереметьев С. Н., Филатова Н. И., Чеботарева К. Е., Нескрябина Е. С. Структурно-функциональная организация видов разнотравно-осокового сообщества поймы реки Хопёр (Воронежская область) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 39—52.

Шереметьев С. Н., Филатова Н. И., Чеботарева К. Е., Нескрябина Е. С. Структурно-функциональная организация некоторых растений поймы реки Хопёр (Воронежская область) в контрастных условиях произрастания. I. Разнотравно-днепровскоковыльное сообщество // Бот. журн. 2002а. Т. 87. № 3. С. 19—31.

Шереметьев С. Н., Филатова Н. И., Чеботарева К. Е., Нескрябина Е. С. Структурно-функциональная организация некоторых растений поймы реки Хопёр (Воронежская область) в контрастных условиях произрастания. II. Остроосоковое сообщество // Бот. журн. 2002б. Т. 87. № 4. С. 109—118.

Abrams M. D., Kubiske M. E., Mostoller S. A. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species // Ecology. 1994. Vol. 75. N 1. P. 123—133.

Ackerly D. D., Reich P. B. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts // Am. J. Bot. 1999. Vol. 86. N 9. P. 1272—1281.

Garnier E., Laurent G. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species // New Phytol. 1994. Vol. 128. N 4. P. 725—736.

Garnier E., Salager J.-L., Laurent G., Sonie L. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression // New Phytol. 1999. Vol. 143. N 1. P. 119—129.

Gratani L., Bombelli A. Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex, Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus* // Env. Exp. Bot. 2000. Vol. 43. N 1. P. 141—153.

Koch K. Carbohidrate-modulated gene expression in plants // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1996. Vol. 47. P. 509—540.

Körner C., Neymaer M., Menendez-Riedl S. P., Smeets-Scheel A. Functional morphology of mountain plants // Flora. 1989. Bd 182. H. 5/6. S. 353—383.

Pyankov V. I., Kondratchuk A. V., Shipley B. Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan // New Phytol. 1999. Vol. 143. N 1. P. 131—142.

Shields L. M. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences // Bot. Rev. 1950. Vol. 16. N 8. P. 399—447.

Smith W. K., McClean T. M. Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange // Am. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 3. P. 465—469.

Smith W. K., Bell D. T., Sheperd K. A. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five Western Australian communities // Am. J. Bot. 1998. Vol. 85. N 1. P. 56—63.

SUMMARY

The analysis of structural and functional correlations in leaves of 22 herbaceous plant species from 4 communities, growing on a wide soil moisture gradient, was carried out. The significant distinctions between monocotyledonous and dicotyledonous plants are shown in a degree of correlations between volume of leaf tissues and free spaces. The monocotyledons have practically all leaf structures incorporated in one correlation system. Changes in any part of the system will cause inevitable transformations in all the others. E. g., when living in more droughty conditions of soil water supply, monocotyledons form smaller amount of free spaces in leaves. In parallel with this, ratios of partial volumes of all other leaf structures vary: the relative volumes of sclerenchyma and conducting tissues (together with bundle sheath) increase, the amount of chlorenchyma increases, the specific epidermis volume changes. Dicotyledons, in contrast to monocotyledons, demonstrate the larger autonomy of partial volumes of leaf tissues. The close connection is kept between intercellular spaces and conducting tissues, and also between spongy parenchyma and intercellular spaces. Chlorenchyma in whole and, to some extent, epidermis, develop quite independently. With deterioration of soil water supply conditions, dicotyledons, as well as monocotyledons, somewhat

reduce intercellular spaces, and especially spongy intercellular spaces. According to this, the relative quantity of conducting tissues and spongy parenchyma will change. Changes of partial volumes of chlorenchyma and epidermis are not necessarily take place. Despite appreciable distinctions between systems of structural correlations of monocotyledons and dicotyledons, the structural and functional correlations in these plant groups have much in common. Transpiration rate and water content in both groups are related to leaf free spaces. Quantitative distinctions in average values of water saturation deficit between monocotyledons and dicotyledons may be caused by the fact, that water during saturation moves into pools, considerably differing by their supply capacities: in monocotyledons into bundle sheaths, in dicotyledons into spongy parenchyma. The distinctions between monocotyledons and dicotyledons are present in the fact that different tissues are zones of increased osmotic pressure. For monocotyledons it is spongy parenchyma, for dicotyledons the whole bundle (including bundle sheath). The discussed characters show that the structural and functional distinctions between monocotyledons and dicotyledons are based on different model of leaf growth. Leaves of monocotyledons have been evolving as axial organs of intercalary development, leaves of dicotyledons as more specialized lateral organs included in apical system of shoot development. It seems that leaves of dicotyledons are more evolutionary specialized and radically differ from axial organs in the character of development. Organs of monocotyledons, similar in their functional

УДК (561.623 + 561.732) (47 + 51)

© И. А. Ильинская

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ РОДА *POPULUS* (*SALICACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ БЫВШЕГО СССР

I. A. ILJINSKAJA. THE GEOLOGICAL HISTORY OF THE GENUS *POPULUS* (*SALICACEAE*) ON THE TERRITORY OF THE FORMER SOVIET UNION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234-45-12
Поступила 20.11.2002

В основу определения ископаемых остатков листьев *Populus* положен разработанный автором комплекс диагностических морфологических признаков листьев подродов и секций рода. На территории бывшего СССР установлено присутствие в ископаемом состоянии 60 видов *Populus*, из которых 5 описаны по коробочкам и, вероятно, принадлежат соответствующим видам, описанным по листьям. 31(27) вид относится к подроду *Tacamahaca*, 7 видов — к подроду *Aigeiros*, 17 видов — к подроду *Populus* и 4(3) — к подроду *Turanga*. Наиболее древняя находка макроскопического остатка *Populus* (*P. kamaevae*) из позднего дания Приамурья (~63 млн лет) относится к подроду *Tacamahaca* секции *Tacamahaca*, ряду *Laurifoliae*, приспособленному к аридным условиям существования и насчитывающим 16 ископаемых видов. Проявление *P. kamaevae* приурочено к южной окраине области распространения троходендройдесовой флоры, продвинувшейся в Восточной Азии в связи с датским похолоданием почти до 40°. Вероятность возникновения в этом районе рода *Populus* согласуется с распространением здесь близкого к нему рода *Idesia* (*Flacourtiaceae*). Существование *P. kamaevae* и близких к нему видов прослеживается на протяжении свыше 20 млн лет. Во время потепления в конце палеоцена—начале эоцена наблюдается пучковая внутриродовая дифференциация *Populus*.
Ключевые слова: палеоген, неоген, ископаемые листья, *Populus*.

Род *Populus* принадлежит к категории родов, часто встречающихся в ископаемом состоянии в виде остатков листьев в третичных отложениях бывшего СССР.

Следуя Р. В. Камелину (1973), род *Populus* подразделяется на 5 подродов: *Tsawo* (Jarm.) Browich, *Turanga* (Bunge) Dode, *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky (с секциями *Leucoides* Spach и *Tacamahaca*), *Aigeiros* (Duby) Penjkovsky и *Populus* (с секциями *Trepidae* Dode и *Populus*). Для наиболее крупной секц. *Tacamahaca* принято подразделение на 3 ряда: *Laurifoliae* Kom., *Tacamahaca* и *Latifolia* Pautov, согласно работам С. Я. Соколова и др. (1951) и А. А. Паутова (1996).

Современные виды *Populus* характеризуются значительным полиморфизмом листьев, а некоторые из них ярко выраженной гетерофиллией укороченных побегов (брахибластов) и удлиненных побегов (ауксибластов) и большим параллелизмом морфологии листьев у видов разных подродов и секций. Изучение гербарных материалов по роду *Populus*, хранящихся в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова РАН, а также публикаций, содержащих изображения и детальные описания листьев брахибластов и ауксибластов видов этого рода (Dode, 1905; Schneider, 1906; Gombocz, 1908; Hough, 1924; Комаров, 1936; Соколов и др., 1951; Eckenwalder, 1977; Krüssmann, 1978; Цвелев, 2001), и рукописного описания всех современных видов *Populus*, любезно предоставленного мне Камелиным, позволили выделить наиболее существенные элементы морфологии листьев *Populus*, позволяющие установить их подродовую и секционную принадлежность. Наиболее постоянным признаком оказалась форма зубцов. Кроме нее существенны, хотя и подвержены большой изменчивости

в пределах вида, форма листьев брахибластов и ауксибластов, форма основания листа, тип жилкования, толщина главной жилки выше отхождения верхних базальных жилок, соотношение толщины базальных жилок с толщиной главной жилки, высота их отхождения, их форма и окончание, число вторичных жилок, их форма и окончание, частота третичных жилок и их ориентация по отношению к вторичным жилкам. Характеристика этих признаков для подродов и секций включена в рукопись 4-го тома издания «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств». Здесь же остановлюсь только на признаках, особо важных для определения ископаемых остатков листьев.

Мелкозубчатый край листа с длинной выпуклой базальной стороной зубцов, и только изредка у отдельных зубцов она вогнуто-выпуклая, и очень короткой прямой или редуцированной их апикальной стороной свойственен всему подроду *Tacamahaca*, за исключением линейных листьев ауксибластов лавролистных тополей, у которых базальная сторона зубцов может быть прямой или слегка вогнутой.

У подрода *Aigeiros* край мелкозубчатый (за исключением *P. fremontii* S. Watson и отчасти *P. deltoides* Marsch., у которых зубцы в нижней половине листа могут быть крупными), базальная сторона зубцов длинная, вогнуто-выпуклая, апикальная сторона более короткая, вогнутая или прямая, верхушка зубца клювовидно загнутая. У секц. *Trepidae* подрода *Populus* край выемчато-зубчатый, зубцы мелкие или крупные, переходящие в лопасти, иногда несущие дополнительные зубчики; стороны зубцов почти симметричные, слегка выпуклые (но у американских видов и *P. davidiana* Dode слегка вогнутые), верхушка зубцов тупая или острая, иногда слегка клювовидно загнутая; у листьев ауксибластов *P. tremula* L. и *P. sieboldii* Miq. зубцы мелкие, асимметричные с длинной, почти прямой, базальной стороной и короткой прямой или слегка вогнутой апикальной стороной. У секц. *Populus* подрода *Populus* зубцы почти симметричные, переходящие в лопасти с выемчато-выпуклыми сторонами, с тупой верхушкой, реже — у *P. tomentosa* Carr. зубцы асимметричные с длинной выемчато-выпуклой базальной стороной и со слегка загнутой верхушкой. У подрода *Turanga* край цельный или крупнозубчатый с почти симметричными, часто лопастевидными острыми или тупыми зубцами, реже край мелкозубчатый.

По форме листа резко выделяется секц. *Populus* подрода *Populus*, имеющая лопастные листья ауксибластов, и, кроме того, виды ряда *Laurifoliae* секц. *Tacamahaca* подрода *Tacamahaca* и подрода *Turanga*, обладающие узколанцетными и линейными листьями ауксибластов, тогда как у одного вида подрода *Aigeiros* они массивные, широкоовальные. Кроме того, листья видов подрода *Aigeiros* обычно имеют дельтовидную, почти треугольную и ромбическую форму, реже у них встречаются яйцевидные листья.

Основание листа у секц. *Leucoides* подрода *Tacamahaca* сердцевидное, глубокосердцевидное, очень редко срезанное. Также сердцевидное основание у листьев брахибластов *P. rotundifolia* Griff. и ауксибластов *P. tremula* из секц. *Trepidae* подрода *Populus*. У видов секц. *Tacamahaca* основание листа широкое округлое, округло-клиновидное, ширококлиновидное и срезанное. У видов подрода *Aigeiros* основание ширококлиновидное, клиновидное, срезанное или выемчатое, иногда слегка сердцевидное. Для листьев секц. *Trepidae* подрода *Populus* обычно ширококлиновидное, за исключением отмеченных выше видов. У секц. *Populus* основание листа ширококлиновидное, срезанное или слегка сердцевидное. У видов подрода *Turanga* основание листьев брахибластов обычно ширококлиновидное или срезанное, часто коротко узкоклиновидно оттянутое.

Главная жилка листа толстая только у подрода *Tacamahaca* — 1—2 мм толщ., тогда как у подродов *Aigeiros* и *Turanga* очень тонкая — около 0.5 мм. Поэтому выдвинутый мною признак соотношения толщины главной и верхних базальных жилок в качестве решающего для родовой диагностики листьев *Populus* (Ильинская, 2000) применим только к листьям подрода *Tacamahaca*, он особенно актуален для секц. *Leucoides*, листья которой конвергируют с листьями родов *Idesia* Maxim. (*Flacourtiaceae*) и *Cercidiphyllum* Siebold. et Zucc. и *Trochodendroides* Berry (*Cercidiphyllaceae*).

Базальные жилки всегда отходят от основания листа только у секц. *Leucoides* и обычно у подрода *Populus*, тогда как у подрода *Aigeiros* они обычно отходят заметно выше основания и только изредка от основания.

Окончание базальных жилок у подрода *Tacamahaca* камптодромное или семикраспедодромное (за исключением листьев брахибластов *P. heterophylla* L. с низко оканчивающимися базальными жилками, у которых они иногда оканчиваются краспедодромно). У подрода *Aigeiros* базальные жилки оканчиваются семикраспедодромно, камптодромно и краспедодромно. У секц. *Trepidae* они заканчиваются краспедодромно, реже камптодромно. Окончание базальных жилок у секц. *Populus* и подрода *Turanga* краспедодромное.

Вторичные жилки оканчиваются у подрода *Tacamahaca* камптодромно, иногда семикраспедодромно; у подрода *Aigeiros* они вильчато ветвятся у края и кончаются краспедодромно или семикраспедодромно; у секц. *Trepidae* у листьев брахибластов часто оканчиваются краспедодромно, а часть камптодромно и семикраспедодромно, реже краспедодромно; у секц. *Populus* и подрода *Turanga* — камптодромно и краспедодромно.

Третичные жилки частые и тонкие и обычно проходят почти перпендикулярно к главной жилке у подродов *Aigeiros* и *Turanga*, а у остальных подродов более толстые и перпендикулярные вторичным жилкам, а местами на том же листе косо к ним проходящие.

Признаки подрода *Tzavo*, ограниченного экваториальной Африкой, здесь не приводятся, поскольку на исследуемой территории не обнаружено ископаемых остатков этого подрода.

Установленные признаки послужили основанием для пересмотра опубликованных палеоботанических данных и обработки новых обширных сборов ископаемых остатков листьев *Populus*. Ревизия и обработка нового ископаемого материала осуществлена в связи с подготовкой рукописи 4-го тома издания «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств» 13 авторами. К перечисленным ранее (Ильинская, 2000) добавились Т. М. Коурул, Б. И. Павлюткин и А. Г. Штефырца.

В результате проделанной работы установлено существование в третичное время на территории бывшего СССР 60 ископаемых видов *Populus*, а вид *P. ulevenensis* исключен из рода *Populus* и выделен в новый монотипный род *Utkholokia* Cheleb. et Iljinskaja (Ильинская, Челебаева, 2002). Выявлены 14 новых видов и 3 новые комбинации, автором одной из которых является С. В. Викулин: *Populus eichwaldii* (Palib.) Vikulin comb. nov. = *Hedera eichwaldii* Palib., Изв. Геол. ком. 1901. Т. 20, с. 479, табл. 4, фиг. 2.

55 видов описаны по остаткам листьев, а 5 — по остаткам коробочек.

Половина выявленных видов принадлежит роду *Tacamahaca*. Сведения о них даны в табл. 1. Частично они уже опубликованы ранее (Ильинская, 2000). Однако к опубликованным видам добавились еще 6 видов, в секц. *Tacamahaca* добавлен ряд *Latifoliae* и соответственно изменен объем рядов *Laurifoliae* и *Tacamahaca*, внесены изменения в состав близких современных видов, а главное в распространение ископаемых видов вставлены местонахождения ископаемых остатков, что представляется необходимым, учитывая различия в датировке многих местонахождений по различным стратиграфическим схемам. Поэтому, принимая во внимание все выше изложенное, приведена новая таблица ископаемых видов подрода *Tacamahaca*, отражающая результаты всех исследований по этому подроду рода *Populus* на сегодняшний день.

Ископаемые остатки *Populus* секц. *Leucoides* обнаружены на Камчатке в отложениях верхнего палеоцена — нижнего эоцена, а затем там же с большим перерывом в отложениях верхнего олигоцена—миоцена. При этом раннепалеогеновые находки обнаруживают большее сходство с современным североамериканским *P. heterophylla* L. и меньшее с южноазиатским современным видом *P. lasiocarpa*, тогда как часть олигоценово-миоценовых находок — только с *P. heterophylla*, а часть только с *P. ciliata*. Находки остатков тополей этой секции в Азии на континенте и на

ТАБЛИЦА 1

Ископаемые виды *Populus* подрода *Tacamahaca* на территории бывшего СССР

Ископаемый вид		Современный близкий вид	
название таксона и год его опубликования[1]	распространение	название	распространение
Секц. *Leucoides*			
P. gigantophylla Budants., 1983	Верхний палеоцен—нижний эоцен, Камчатка (Снатол)	*P. heterophylla* L.	Юго-Восток Северной Америки
P. snatolensis Budants., 1983	Верхний палеоцен—нижний эоцен, Камчатка (Снатол, Рассошина)	*P. ciliata* Wall. ex Royle	Зап. Гималаи
P. zadachii Heer, 1859	Олигоцен, Калининградская обл. (Отрадное, Светлогорск)	То же	То же
P. jarmolenkoi (Iljinskaja) Iljinskaja, 1976a	Верхи нижнего олигоцена, Казахстан (Кызылтобе); верхний олигоцен, Зап. Сибирь (Антропово, Белоярка); верхний олигоцен, ошагандинская свита, Казахстан (Ак-Джал, Ашутас, Калмакпай, Кусто, Ошаганды, Сары-Булак, скв. 2); нижний миоцен, верхнедуйская свита, Сахалин (Серный); нижний миоцен, шахтерская свита, Сахалин (Шахтерск); средний миоцен, Сахалин (Ударный); верхний миоцен, Приморье (Вторая Речка, Кипарисово)	» »	» »
P. parajarmolenkoi Iljinskaja sp. nov. (к)[2]	Верхний олигоцен, ошагандинская свита, Казахстан (Ашутас)	» »	» »
P. parapacifica Cheleb., 1988	Верхний олигоцен—нижний миоцен, Камчатка (Крутогорова); средний миоцен, Камчатка (Корфа)	*P. heterophylla* L.	Юго-Восток Северной Америки
P. pacifica Pneva et Schwarewa, 1976	Нижний миоцен, Зап. Сибирь (Шиш); средний миоцен, Центральная Якутия (Мамонтова гора)	*P. heterophylla* L. *P. lasiocarpa* Oliv. и *P. ciliata* Wall. ex Royle	То же Юго-Зап. Китай Зап. Гималаи
P. emarginata Goepp., 1855	Плиоцен, Закарпатье (Ильница, шахта 4 lis)	*P. ciliata* Wall. ex Royle	Зап. Гималаи
Секц. *Tacamahaca*			
Ряд *Laurifoliae* Kom.			
P. kamaevae Iljinskaja sp. nov.	Верхний даний, кивдинская св., Приамурье (Райчиха); палеоцен, камские слои, Сахалин (Кама); средний эоцен, Сахалин (Аральская, Снежинка)	*P. talassica* Kom.	Горная Ср. Азия, Афганистан
P. paleosachalinensis Kodrul sp. nov. (к)	Нижний—средний эоцен, снежинкинская свита, нижняя подсвита, Сахалин (Снежинка)	То же	То же

[1] Названия работ авторов приведены в списке литературы.
[2] Буквой (к) отмечены виды, описанные по остаткам коробочек.

Ископаемый вид		Современный близкий вид	
название таксона и год его опубликования	распространение	название	распространение
P. budantsevii Ablaev, 1985 (л)	Верхний палеоцен—нижний эоцен, Камчатка (Рассошина); средний эоцен, Камчатка (Чемурнаут); верхний эоцен, Пенжинская губа (Шестаковский); верхний эоцен, кинкильская серия, Камчатка (Быстрая, Дуктыликич)	*P. simonii* Carr., *P. talassica* Kom.	Китай, Монголия Горная Ср. Азия, Афганистан
P. kryshtofovichii Iljinskaja, 1976б	Верхний палеоцен, Зайсанская впадина (Чакельмес); средний эоцен, Зайсанская впадина (Калмакпай, Киин-Кериш — флора Шатровая); верхний эоцен, Зайсанская впадина (Аккезень, Кара-Бирюк, Киин-Кериш — флоры болотного носорога и флора Столика, Паром-2)	*P. talassica* Kom., *P. simonii* Carr.	Горная Ср. Азия, Афганистан, Китай, Монголия
P. kiinkerischiensis Akhmet. sp. nov. (к)	Средний эоцен, Зайсанская впадина (Киин-Кериш — флора Шатровая)	*P. talassica* Kom.	Горная Ср. Азия, Афганистан
P. iljinskajae Akhmet. sp. nov.	Верхний эоцен, надеждинская свита, Приморье (Речной)	*P. laurifolia* Ledeb.	Зап. и Вост. Сибирь, Ср. Азия
P. arnaudii (Sap.) Iljinskaja, 1963	Верхний эоцен, Зайсанская впадина (Киин-Кериш — флора Столика)	*P. angustifolia* James. *P. laurifolia* Ledeb.	Зап. Сев. Америка Зап. и Вост. Сибирь, Ср. Азия
P. borissovii Iljinskaja et Akhmet. sp. nov.	Нижний олигоцен, кустовская свита, Зайсанская впадина (Киин-Кериш — флора Кораблика)	То же	То же
P. celastrophylla (Baik.) Sycheva, 1975	Палеоцен, камские слои, Сахалин (Кама); эоцен, Сахалин (Огородная, Пильво); средний эоцен, снежинкинская свита, верхняя подсвита, Сахалин (Кама, Аральская)	То же	Зап. и Вост. Сибирь, Ср. Азия
P. paracelastrophylla Kodrul sp. nov. (к)	Нижний?—средний эоцен, снежинкинская свита, средняя подсвита, Сахалин (Снежинка)	*P. talassica* Kom.	Горная Ср. Азия, Афганистан
P. eowightiana (Endo) Tanai et Uemura, 1991	Эоцен, угловская свита, Приморье (Смолянинова); верхний эоцен, надеждинская свита, Приморье (Речной)	*P. laurifolia* Ledeb. *P. talassica* Kom.	Зап. и Вост. Сибирь, Горная Ср. Азия, Афганистан
P. tacamahacafolia Cheleb., 1978	Верхний олигоцен—нижний миоцен, Камчатка (Крутогорова); средний и верхний миоцен, Камчатка (Корфа)	*P. laurifolia* Ledeb.	Зап. и Вост. Сибирь
P. ustsuifunensis Pavlyutkin, 2001	Верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Приморье (Вольно-Надеждинское)	То же	То же
P. ussurica Iljinskaja nom. nov.	Верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Приморье (Раздольная)	» »	» »

Ископаемый вид		Современный близкий вид	
название таксона и год его опубликования	распространение	название	распространение
P. baikovskajae Baranova ex Fotjanova, 1988	Верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Приморье (Сиреневка)	*P. laurifolia* Ledeb., *P. talassica* Kom.	Зап. и Вост. Сибирь, Горная Ср. Азия, Афганистан
P. suaveolenoides Baik., 1974	Верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Приморье (Васильевка)	*P. talassica* Kom.	Горная Ср. Азия, Афганистан
Ряд *Tacamahaca*			
P. tsagajanica A. Pojark., 1939	Нижний миоцен, Приамурье (Амурский Цагаян), Сахалин (Мгачи)	*P. suaveolens* Fisch.	Вост. Сибирь, Дальн. Восток
P. protosuaveolens Cheleb. sp. nov.	Миоцен, эрмановская свита, Камчатка (Беникинг, Тигиль)	То же	То же
Ряд *Latifolia* Pautov			
Populus sp.	Верхний палеоцен—нижний эоцен, Восточная Сибирь (Кенгдей)	*P. tibetica* Thompson ex R. Kam.	Тибет
P. zaisanica Iljinskaja sp. nov.	Нижний олигоцен (Шинтузсай); верхний олигоцен, ошагандинская св., Казахстан (Ашутас); верхний олигоцен, Казахстан (Жайрем); нижний миоцен, Зап. Сибирь (Екатерининское)	*P. tibetica* Thompson ex R. Kam., Тибет *P. purdomii* Rehder	Сев. и Зап. Китай
P. balsamoides Goepp., 1855	Средний миоцен, верхний бадений, Предкарпатье (Косов); средний миоцен, верхняя конка, Ростовская обл. (Крынка); средний миоцен, конка — нижний сармат, Тамбовская обл. (Березовка); средний миоцен, нижний сармат, Приазовье (Амвросиевка); плиоцен, Прикамье (Рыбная Слобода)	*P. tibetica* Thompson ex R. Kam.	Тибет
P. parasansugavensis Cheleb. et Lavrenko sp. nov.	Средний миоцен, кававлинская свита, Камчатка (Кававля)	*P. szechuanica* Schneid.	Юго-Зап. Китай
P. aldanensis Iljinskaja, 1976b	Средний миоцен, Якутия (Мамонтова Гора)	*P. trichocarpa* Mill.	Калифорния

о. Сахалине ограничены олигоценом и миоценом, а в Европе олигоценом и нижним плиоценом. Возможно, что на исследуемой территории существовало всего 7 вымерших видов этой секции, поскольку, весьма вероятно, что коробочки *P. parajarmolenkoi* и листья *P. jarmolenkoi*, ископаемые остатки которых обнаружены в одном и том же местонахождении, принадлежали одному и тому же виду.

В секц. *Tacamahaca* выделяется обилием видов и древностью значительной части их находок ряд *Laurifoliae*. К нему относится 16 ископаемых видов, при этом самая древняя на исследованной территории находка ископаемого листа *Populus* — *P. kataevae* из датских отложений Приамурья и палеоценовых и среднеэоценовых отло-

жений Сахалина. С этим видом морфологически очень сходен *P. budantsevii*, прослеженный на Камчатке с позднего палеоцена по поздний эоцен. Несколько больше от него отличается *P. kryshtofovichii*, установленный в Зайсанской впадине также с позднего палеоцена по поздний эоцен. Большая часть листьев этих видов обнаруживает сходство с листьями брахибластов современных азиатских тополей: *P. talassica, P. laurifolia* и *P. simonii*, а меньшая часть с листьями их ауксибластов. Только с последними обнаруживают сходство сахалинские раннепалеогеновые *P. celastrophylla* и *P. eowightiana, P. iljinskajae* из эоцена Приморья, *P. arnaudii* и *P. borissovii* соответственно из позднего эоцена и раннего олигоцена Зайсанской впадины. Затем виды этого ряда со значительным перерывом во времени проявляются в позднем олигоцене—позднем миоцене Камчатки и в позднем миоцене Приморья, где *P. baikovskajae* и *P. suaveolenoides* представлены листьями, сходными с листьями брахибластов, а *P. ussurica* и *P. ustsuifunensis* — с листьями ауксибластов этих же видов. Возможно, что *P. baikovskajae* и *P. ussurica*, остатки которых обнаружены в одном и том же местонахождении в миоцене Приморья, представляют листья брахибластов и ауксибластов одного и того же вида. Число ископаемых видов этого ряда было всего 15, а не 16. Кроме того, 3 вида, описанные по остаткам коробочек, собранных в тех же местонахождениях, что и листья соответствующих видов, возможно, относятся вместе с листьями к одним и тем же видам. Принимая все это во внимание, следует уменьшить число ископаемых видов этого ряда до 12. Нужно отметить, что у ископаемых видов этого ряда в основании листа всегда имеется пара относительно крупных железок, тогда как у указанных близких современных видов они отсутствуют.

Ряд *Latifolia* представлен 4 ископаемыми видами и *Populus* sp. Последний из отложений верхнего палеоцена—нижнего эоцена севера Якутии (71° с. ш.) является самой северной находкой ископаемого остатка *Populus* на исследованной территории, тогда как остальные находки листьев *Populus* расположены на широте 64° и южнее. Он так же, как и *P. zaisanica* из верхнего олигоцена северного Казахстана и раннего миоцена Западной Сибири, обнаруживает заметное сходство с современным тибетским видом *P. tibetica*. Остальные 3 вида этого ряда миоценовые: европейский *P. balsamoides*, того же родства, что и ранее рассмотренные виды, *P. aldanensis* из среднего миоцена Центральной Якутии, обнаруживающий наибольшее сходство с современным калифорнийским видом, и камчатский *P. parasansugavensis* со сходным современным видом *P. szechuanica* Юго-Западного Китая.

Ряд *Tacamahaca* — молодой с 2 позднемиоценовыми видами на Дальнем Востоке, обнаруживающими наибольшее сходство с современным *P. suaveolens*, распространенным в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

В подроде *Aigeiros* (состав ископаемых видов приведен в табл. 2) 4 вида обнаруживают сходство только с *P. angulata*, распространенным на юго-востоке Северной Америки. J. Eckenwalder (1977) поставил его в синонимы *P. deltoides* Marsh. subsp. *deltoides*, а А. К. Скворцов (устное сообщение) указал на идентичность *P. angulata* листьям ауксибластов *P. deltoides*. Однако С. Schneider (1906 : fig. 3) и G. Krüssmann (1978) приводят *P. angulata* как самостоятельный вид и указывают на его отличие от *P. deltoides* по морфологии цветков. Учитывая это, я оставляю вопрос о видовой самостоятельности *P. angulata* открытым. Листья *P. angulata* по форме листа и листья ауксибластов *P. deltoides* резко отличаются от листьев ауксибластов остальных видов тополей — они массивные, яйцевидно-широкоовальные, несколько напоминающие по облику листья брахибластов *P. heterophylla*. Наиболее древняя находка ископаемых остатков видов этой группы и подрода *Aigeiros* в целом найдена на исследованной территории из раннего эоцена Камчатки *P. microdentata*, к нему близок *P. semenovii* из среднего эоцена Камчатки. К ним близок вид из позднего олигоцена—миоцена Камчатки — *P. marchenkoi*. При этом остатков листьев, напоминающих листья брахибластов *P. deltoides*, на Камчатке не обнаружено. Самый молодой вид этой группы *P. platyphylla* обнаружен в миоцене и плиоцене Европы. В Закарпатье и Предкарпатье его находки иногда сопровождают остатки листьев *P. melanaria*, напо-

ТАБЛИЦА 2

Ископаемые виды *Populus* подрода *Aigeiros* на территории бывшего СССР

Ископаемый вид		Современный близкий вид	
название таксона и год его опубликования	распространение	название	распространение
P. microdentata Budants., 1983	Нижний эоцен, напанская свита, Камчатка (Анадырка); средний эоцен, Камчатка (Кинга)	*P. angulata* Ait.	Сев. Америка
P. semenovii Budants. sp. nov.	Средний эоцен, Камчатка (Чемурнаут)	То же	То же
P. marchenkoi Cheleb., 1988	Верхний олигоцен—нижний миоцен, Камчатка (Крутогорова)	» »	» »
P. platyphylla (Goepp.) W. Schimp., 1872	Средний миоцен, нижний бадений, Предкарпатье (Глиньско); верхний бадений, Предкарпатье (Вербовец), Закарпатье (Буркало); нижний сармат, Закарпатье (Повитруле); плиоцен, ильницкая свита, Закарпатье (Березинка)	» »	» »
P. melanaria Heer, 1856	Верхний олигоцен, Казахстан (Ашутас, Кубинтай); средний миоцен, верхний бадений, Предкарпатье (Вербовец, Косов); нижний сармат, Предкарпатье (Клепаров), Закарпатье (Повитруле); нижний плиоцен, паннон, Закарпатье (Игнатовский), понт, Абхазия (Кодор); средний плиоцен, киммерий, Абхазия (Дуаб)	*P. mexicana* West. *P. nigra* L.	Мексика Европа, Зап. и Вост. Сибирь, Кавказ, Сев. Африка, М. Азия, Иран
P. kisakensis (Sukhov) Iljinskaja comb. nov.	Нижний миоцен, Зап. Сибирь (Кизак)	*P. italica* (Du Roi) Moench	Ср. Азия
P. nigra L.	Плиоцен, Киргизия (Чон-Туз), Армения (Котурван); верхний плиоцен, Армения (Уиц); верхний плиоцен—нижний плейстоцен, Армения (Шамб, Воротан, Дарбас)	*P. nigra* L.	Европа, Зап. и Вост. Сибирь, Кавказ, Сев. Африка, М. Азия, Иран

ТАБЛИЦА 3

Ископаемые виды *Populus* секц. *Trepidae*, подрода *Populus* на территории бывшего СССР

Ископаемый вид		Современный близкий вид	
название таксона и год его обнародования	распространение	название	распространение
P. napanensis Budants., 1983	Верхний палеоцен—нижний эоцен, Камчатка (Напана)	*P. sieboldii* Miq.	Япония
P. orzhilanensis Kornilova in Zhilin, 1974	Нижний миоцен, аквитан, Казахстан (Ержилансай), Каракалпакия (Киньяк-1)	*P. rotundifolia* Griff. *P. davidiana* Dode	Вост. Гималаи Маньчжурия, Сев. и Центр. Китай

Ископаемый вид		Современный близкий вид	
название таксона и год его обнародования	распространение	название	распространение
Populus cf. *orzhilanensis* Kornilova in Zhilin	Верхний олигоцен, ошагандинская свита, Казахстан (Ашутас); миоцен, Зап. Сибирь (Киреевское); нижний миоцен, Сахалин (Макарьевка-Мгачи); верхний миоцен, Приморье (Ботчи)	*P. rotundifolia* Griff.	Вост. Гималаи
P. korfiensis Cheleb., 1978	Средний и верхний миоцен, Камчатка (Корфа)	То же	То же
P. pasekovica Vikulin sp. nov.	Верхний эоцен, Воронежская обл. (Пасеково)	*P. tremula* L.	Евразия
P. tremulifolia Sap., 1868	Нижний миоцен, Казахстан (Кушук, Чингистай); средний миоцен, конка, Ростовская обл. (Крынка); средний—верхний миоцен, низы годердзской свиты, Грузия (Вале, Годердзи, Дзиндза); верхний миоцен, средний сармат, Молдавия (Гидигич), Армения (Канакер); верхний миоцен, понт, Абхазия (Кодор); верхний миоцен, кошелевская свита, Закарпатье (ручей Игнатовский); плиоцен, Армения (Котурван); нижний плиоцен, киммерий, Абхазия (Багажишта, Дуаб), Грузия (Малые Ширака)	То же	»
P. heliadum Ung., 1850	Средний миоцен, нижний сармат, Молдавия (Бурсук)	*P. duclouxiana* Dode	Юньнань
P. kasakovae Cheleb sp. nov.	Верхний миоцен, Камчатка (Беникинг)	То же	»
P. tremula L.	Плиоцен, Армения (Котурван); верхний плиоцен, Абхазия (Сухуми); верхний плиоцен, чаудинский горизонт, Грузия (Чахвата)	*P. tremula* L.	Евразия
P. populina (Brongn) E. Knobloch, 1964	Верхний олигоцен, Зап. Сибирь (Новопокровка, Шиш); нижний миоцен, Зап. Сибирь (Белый Яр, Екатерининское); Приморье (Краскино); средний миоцен, Тамбовская обл. (Каменный Брод), Грузия (Меджуда); средний миоцен, верхний бадений, Предкарпатье (Вербовец, Косов, Мышин), Закарпатье (Буркало); нижний сармат, Молдавия (Бурсук); средний—верхний миоцен, сармат, Абхазия (Мугудзырхва); верхний миоцен, верхний сармат, Краснодарский край (Армавир)	*P. grandidentata* Michx. *P. tremuloides* Michx.	Сев. Америка То же

минающие листья брахибластов современных *P. mexicana* и *P. nigra*, но не *P. deltoides*. Находка *P. kisakensis* (Sukhov) Iljinskaja comb. nov. = *P. latior* var. kisakensis Sukhov (1954 // Тр. Томского гос. унив., сер. геологическая, т. 132, с. 143, табл. 3, фиг. 1) в Западной Сибири на широте 56° указывает на значительно более северное распространение в раннем миоцене *Populus* из родства *P. italica*, естественный ареал которого, по С. Я. Соколову и др. (1951), охватывает Среднюю Азию и Афганистан, тогда как Камелин (1973) считает этот вид культигеном. Остатки листьев, укладывающиеся в пределы вариабельности *P. nigra*, обнаружены в позднем плиоцене Армении и плиоцене Киргизии.

В подроде *Populus* относительно богата находками ископаемых листьев секц. *Trepidae* (результаты обработки представлены в табл. 3). Наиболее древняя ее находка — *P. napanensis* из отложений верхнего палеоцена—нижнего эоцена Камчатки, обнаруживает наибольшее сходство с листьями ауксибластов современного японского вида *P. sieboldii*. Заметное число находок *P. orzhilanensis* и *P.* cf. *orzhilanensis* из позднего олигоцена и раннего олигоцена Казахстана и миоцена Западной Сибири, Приморья и Сахалина и *P. korfiensis* из миоцена Камчатки обнаруживают наибольшее сходство с гималайским современным *P. rotundifolia* и в меньшей степени с *P. davidiana* из северного и центрального Китая. Находки, близкие к юньнаньскому *P. duclouxiana*, обнаружены в миоцене Молдавии и Камчатки.

Виды, близкие к современному широко распространенному евразиатскому *P. tremula*, проявляются с позднего эоцена в европейской части России — *P. pasecovica*, затем уже в миоцене юга европейской части бывшего СССР, Закавказья и Западного Казахстана, а также в плиоцене Закавказья — *P. tremulifolia*. В верхнем же плиоцене Закавказья обнаружены остатки листьев, идентичные *P. tremula*. Кроме того, выявлено относительно большое число находок *P. populina* в верхнем олигоцене Западной Сибири и миоцене Тамбовской обл., Предкарпатья и Закарпатья, Закавказья и Северного Кавказа, Западной Сибири и Приморья. Этот вид обнаруживает сходство только с североамериканскими видами *P. tremuloides* и *P. grandidentata*.

Секц. *Populus* этого же подрода представлена значительно беднее. Все ее находки, приведенные в табл. 4, сосредоточены на европейской части бывшего СССР и в Закавказье. Из них наиболее древняя — из верхнего эоцена Курской обл. представлена двумя видами, возможно, являющимися листьями брахибластов (*P. eichwaldii*) и ауксибластов (*P. germanica*) одного и того же вида, близкого к современному европейскому *P. alba*. Остатки листьев тополя этого же родства обнаружены в верхнем олигоцене Украины (*P. amplifolia*). Находки листьев, близких к *P. hybrida* — современному тополю Закавказья, установлены из верхнего миоцена Северного Кавказа и плиоцена Закавказья (*P. pliobolleana*) и из плиоцена Башкирии (*P. kolesnikovae*). *P. gokhtuniae*, близкий к современному иранско-среднеазиатскому *P. bachofenii*, описан из верхов плиоцена—нижнего плейстоцена Армении.

И совсем скудны палеоботанические данные по подроду *Turanga* (табл. 4). Они содержат всего 3 находки, из которых наиболее древняя из позднего миоцена—позднего сармата Армении, представлена листьями *P. praediversifolia* и коробочками *P. takhtajanii*, сходными с таковыми *P. diversifolia*, сейчас ограниченного в своем распространении Прибалхашьем. Вторая находка — *P. praeuphratica* из отложений верхнего миоцена—плиоцена Киргизии сходна с листьями *P. euphratica*, распространенного от Западного Марокко до восточной Монголии и Ганьсу. Третья находка из среднего плиоцена Туркмении содержит отпечатки листьев, неотличимых от современного *P. ariana*, распространенного в Иране и Средней Азии.

Обсуждение

Третичные отложения на территории бывшего СССР неполно и крайне неравномерно охарактеризованы ископаемыми макроскопическими остатками растений. Только для Камчатки и Зайсанской впадины имеются почти непрерывные палеобо-

ТАБЛИЦА 4

Ископаемые виды *Populus* секц. *Populus* подродов *Populus* и *Turanga* на территории бывшего СССР

Ископаемый вид		Современный близкий вид	
название таксона и год его обнародования	распространение	название	распространение
Подрод *Populus* секц. *Populus*			
P. eichwaldii (Palib.) Vikulin comb. nov.	Верхний эоцен, Курская обл. (Тим)	*P. alba* L.	Европа
P. germanica (Menzel) Walter, 1978	Верхний эоцен, Курская обл. (Тим)	То же	»
P. amplifolia Pimen., 1941	Верхний олигоцен, Украина (Шестеринцы)	» »	»
P. pliobolleana Kolak., 1958	Верхний миоцен, верхний сармат, Краснодарский край (Пшеха); средний плиоцен, киммерий, Абхазия (Багажишта, Дуаб)	*P. hybrida* Bieb.	Кавказ, Малая Азия, Сев. Иран
P. kolesnikovae Iljinskaja nom. nov.	Верхний миоцен—нижний плиоцен, Башкортостан (Маячное)	То же	То же
P. canescens (Ait.) Smith	Верхний плиоцен—нижний плейстоцен, Армения (Шамб)	» »	» »
P. gokhtuniae I. Gabrielyan sp. nov.	Верхний плиоцен—нижний плейстоцен, Армения (Дарбас, Шамб)	*P. bachofenii* Wierzb. ex Rochel	Иран—Ср. Азия
P. alba L.	Плиоцен, Дагестан (Сулак); средний плиоцен, Азербайджан (Кизил-Бурун); верхний плиоцен, Абхазия (Сухуми, Лечкоп); верхний плиоцен—нижний плейстоцен, Армения (Шамб)	*P. alba* L.	Евразия
Подрод *Turanga*			
P. praediversifolia Takht. et Kutuzk., 1986	Верхний миоцен, верхний сармат, Армения (Мангюс)	*P. diversifolia* Schrenk	Прибалхашье
P. takhtajanii I. Gabrielyan et Zhil. sp. nov. (к)	Верхний миоцен, верхний сармат, Армения (Мангюс)	То же	»
P. praeuphratica Kutuzk., 1957	Верхний миоцен—плиоцен, Киргизия (Чон-Туз)	*P. euphratica* Oliv.	Зап. Марокко, Алжирская Сахара, Кавказ, от Синая до Вост. Монголии и Ганьсу
P. ariana Dode	Средний плиоцен, красноцветная толща, Туркмения (Челкен)	*P. ariana* Dode	Ср. Азия

танические данные от дания по миоцен, при этом монографически обработана только часть собранных там коллекций. Анализ опубликованных палеоботанических данных по роду *Populus* затруднен в результате методического упущения в исследовании остатков листьев — долго действовавшей традиции изображать отпечатки листьев только в натуральную величину. При этом не видна бо́льшая часть деталей, необходимых для диагностики листьев. Вследствие этого во многих случаях ревизия определений не может быть выполнена по опубликованным данным. Между тем хранение палеоботанических коллекций, даже монографически обработанных и опубликованных, не всюду обеспечено. Так, в Хабаровске была уничтожена коллекция кивдинской флоры (Камаева, 1990) после смерти А. М. Камаевой.

Учитывая неполноту геологической летописи по роду *Populus* для территории бывшего СССР, все же можно отметить ряд моментов его истории, оставляя обозрение ее в мировом объеме до того времени, когда будет проведена ревизия определения ископаемых остатков *Populus* на территориях вне бывшего СССР и получены данные по ископаемым остаткам листьев в дании и верхнем палеоцене Северного и Центрального Китая.

Наиболее древней находкой макроскопических остатков *Populus* на исследованной территории оказался *P. kamaevae* из кивдинской свиты Приамурья, датируемой поздним данием (Камаева, 1990) — около 63 млн лет. Обнаружение остатков *Populus* в более древних отложениях представляется маловероятным, по крайней мере в Приамурье, так как флора цагаянской свиты, предшествующая кивдинской, изучена монографически рядом исследователей по массовым сборам отпечатков листьев и остатков *Populus* среди них не обнаружено. В кивдинской свите *P. kamaevae* встречен в составе теплоумеренного хвойно-широколиственного флористического комплекса, в котором разнообразные *Taxodiaceae* сочетаются с *Araucarites pojarkovae* Krassil. и *Thuja cretacea* (Heer) Newb., а среди лиственных пород обильны разнообразные *Trochodendroides*, «*Protophyllum*», *Acer arcticum* Heer и *Ulmus furcinervis* (Bors.) Ablaev (Камаева, 1990). Последний вид, характерный компонент палеоценовых и раннеэоценовых флор Сахалина и Камчатки, вероятно, является наиболее термофильным элементом кивдинской флоры, так как близкий к нему; так же как и к *U. schischkinii* Iljinskaja, современный *U. lanceifolia* Roxb. ex Wall. — горный тропический вид, распространенный от Пакистана до Юго-Восточной Азии на высоте от 100 до 2700 м (Ильинская, 1989).

P. kamaevae встречен и на Сахалине в составе близкого флористического комплекса камских слоев бошняковской свиты, датируемых концом раннего—началом позднего палеоцена (Кодрул, 1999). Первые находки макроскопических остатков *Populus* совпадают по времени с экспансией на юг умеренной троходендройдесовой флоры, которая была обусловлена похолоданием климата в дании (Ахметьев, 1995). Находки *Populus* приурочены к югу области распространения этой флоры, которая простиралась по крайней мере до широты 42°23′, на что указывает находка в Корее остатков более молодой троходендройдесовой флоры (Аблаев, 2001), тогда как местонахождение кивдинской флоры расположено примерно южнее 50°. В позднем палеоцене и эоцене Камчатки и Зайсанской впадины обнаружены *P. budantsevii* и *P. kryshtofovichii*, морфологически очень близкие к *P. kamaevae*. Из них последний вид — компонент семиаридных комплексов с участием субтропических элементов, в том числе разнообразных *Dryophyllum*. Появление этих видов совпало с потеплением климата, которое достигло максимума в раннем эоцене. В среднем эоцене в средних широтах сформировался субтропический климат, близкий к семиаридному (Ахметьев, 1995). *P. kamaevae* и оба близкие к нему вида по морфологии листа очень сходны с современными лавролистными тополями, область которых характеризуется климатом с продолжительными засушливым и сухим периодами: в Хороге (область распространения *P. talassica*) и в Зайсане (область распространения *P. laurifolia*) засушливый период продолжается 158 и 182 дней, а сухой — 83 и 161 день (Селянинов, 1937).

В конце палеоцена—начале эоцена наблюдается бурное формообразование *Populus*: в подроде *Tacamahaca* секц. *Tacamahaca* в низовьях Лены проявляется ряд

Latifolia (*Populus* sp.), а на Камчатке секц. *Leucoides* (*P. gigantophylla*) и там же секц. *Trepidae* подрода *Populus* (*P. napanensis*) и, возможно, чуть позже подрод *Aigeiros* (*P. microdentata*). Возраст находки последнего первоначально датировался палеоценом—ранним эоценом (Буданцев, 1983), но в рукописи 4-го тома «Ископаемых цветковых» Л. Ю. Буданцев отнес ее к раннему эоцену, тогда как А. Е. Шанцер и А. И. Челебаева (1997) датируют ее второй половиной дания и, возможно, самыми низами танета, однако здесь же приводят изотопную датировку 53 ± 1.4 млн лет, что соответствует раннему эоцену. Таким образом, полученные данные свидетельствуют о пучковом характере дивергенции *Populus* в начальном периоде его существования.

Имеющиеся палеоботанические данные указывают на большую продолжительность существования *P. kamaevae, P. budantsevii* и *P. kryshtofovichii* — более 20 млн лет.

T. Azuma с соавт. (2000) на основании исследования RBCL рассматривают *Idesia* Maxim. из тропическо-субтропического сем. *Flacourtiaceae* как близко родственный *Salicaceae*. Листья *Idesia* настолько сходны с листьями *Populus* секц. *Leucoides* подрода *Tacamahaca*, что ископаемые остатки ее листьев были описаны под названием *Populus* (Ильинская, 2000).

Миф об арктическом происхождении рода *Populus* возник из-за ошибки в определении остатков листьев *Trochodendroides*, доминирующего во флорах позднего мела и раннего палеогена Арктики, которые О. Heer (1868) принял за остатки листьев *Populus*.

Полученные данные свидетельствуют о том, что одним из районов возникновения рода *Populus*, возможно, было Приамурье или прилегающие к нему с юга территории.

Благодарности

Приношу глубокую благодарность за ценные консультации по современным тополям Р. В. Камелину, Н. Н. Цвелёву, Ю. Л. Меницкому, А. А. Паутову и А. К. Скворцову, по вопросам стратиграфии и палеогеографии М. А. Ахметьеву, Б. А. Борисову и З. И. Глезер, а по вопросам ботанической номенклатуры Т. В. Егоровой и С. Г. Жилину.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49342).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Флоры Корякско-Камчатской области и вопросы стратиграфии континентального кайнозоя. Владивосток, 1985. 60 с.

Аблаев А. Г. Палеоген притуманганского угленосного бассейна (юг Дальнего Востока). Владивосток, 2001. 66 с.

Ахметьев М. Ф. Наземная флора Северной Евразии на границе мела и палеогена // Бюл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. геол. 1995. Т. 70. Вып. 6. С. 65—80.

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 142 с.

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры Эпохи раннего кайнозоя. Л., 1983. 156 с.

Жилин С. Г. Третичные флоры Устюрта. Л., 1974. 123 с.

Ильинская И. А. Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна // Тр. БИН АН СССР. Палеоботаника. 1963. Ч. 2. Сер. 8. Вып. 4. С. 141—188.

Ильинская И. А. Populus balsamoides Goepp. // Тр. Ин-та геологии геофизики СО АН СССР. М., 1976а. Вып. 233. С. 96—97.

Ильинская И. А. Новые ископаемые виды *Populus* и *Ampelopsis* из Зайсанской впадины // Бот. журн. 1976б. Т. 61. № 11. С. 1580—1581.

Ильинская И. А. Populus aldanensis Iljinskaja // Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. М., 1976б. Вып. 233. С. 95—96.

Ильинская И. А. Проявление миграционных и эволюционных процессов в истории флоры кайнофита Зайсанской впадины // Вопр. палеофлористики и стратиграфии. 1989. С. 44—60.

Ильинская И. А. Обзор ископаемых видов подрода *Tacamahaca* рода *Populus* (*Salicaceae*) и новые меловые платаны (*Platanaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 119—127.

Ильинская И. А., Челебаева А. И. Новый ископаемый род *Utkholokia*, совмещающий признаки морфологии листа *Populus* (*Salicaceae*), *Idesia* и *Poliothyrsis* (*Flacourtiaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 101—107.

Камаева А. М. Стратиграфия и флора пограничных отложений мела и палеогена Зейско-Буреинской впадины. Хабаровск, 1990. 58 с.

Камелин Р. В. Флористический анализ естественной флоры Горной Средней Азии. Л., 1973. 355 с.

Кодрул Т. М. Фитостратиграфия палеогена Южного Сахалина // Тр. Геологическ. ин-та РАН. М., 1999. Вып. 519. 450 с.

Колаковский А. А. Первое дополнение к дуабской плиоценовой флоре // Тр. Сухумск. бот. сада. 1958. Вып. 11. С. 311—397.

Комаров В. Л. Род *Populus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 216—242.

Кутузкина Е. Ф. Материалы по верхнетретичной флоре Киргизии // Сб. памяти Африкана Николаевича Криштофовича. М.; Л., 1957. С. 259—275.

Павлюткин Б. И. Род *Populus* (*Salicaceae*) в позднем миоцене Приморья, Дальний Восток России // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 11. С. 101—109.

Паутов А. А. Основные направления и закономерности преобразования структуры листа в эволюции тополей: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996. 45 с.

Піменова Р. В. Флора буровугільних покладів с. Шестеринців // Геологическ. журн. 1941. Т. 8. Вып. 2. С. 1—29.

Пнева Г. П., Шварева Н. Я. Populus pacifica Pneva et Schwarewa // Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. М., 1976. Вып. 233. С. 92—94.

Пояркова А. И. К изучению ископаемых флор Буреинского и Амурского Цагаяна // Президенту АН СССР академику В. Л. Комарову. Л., 1939. С. 631—682.

Селянинов Г. Т. Мировой агро-климатический справочник. М.; Л., 1937. 419 с.

Соколов С. Я., Шипчинский Н. В., Ярмоленко А. В. Род *Populus* // Деревья и кустарники. М.; Л., 1951. Т. 2. С. 174—217.

Сычева О. А. Род *Populus* в палеогеновой флоре Сахалина // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1755—1760.

Тахтаджян А. Л., Кутузкина Е. Ф. К позднесарматской флоре Мангюса (Армянская ССР) // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 143—149.

Фотьянова Л. И. Флора Дальнего Востока на рубеже палеогена и неогена (на примере Сахалина и Камчатки). М., 1988. 200 с.

Челебаева А. И. Миоценовые флоры Восточной Камчатки (флоры стратотипа корфовской свиты). М., 1978. 155 с.

Челебаева А. И. Позднемиоценовая—раннемиоценовая флора Камчатки // Очерки по геологии Камчатки и Корякского нагорья. М., 1988. С. 25—68.

Цвелев Н. Н. О тополях (*Populus, Salicaceae*) Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 2. С. 70—78.

Шанцер А. Е., Челебаева А. И. Анадырская свита (устье р. Анадырки) // Тр. Геологическ. ин-та РАН. М., 1997. Вып. 488. С. 27—30.

Azuma T., Kajita T., Yokoyama J., Ohashi H. Phylogenetic relationships of *Salix* based on RBCL sequence data // Am. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 1. P. 67—75.

Dode L. A. Extraits d'une monographie inedité du genre *Populus*. Paris, 1905. 73 p. (Memoir. Soc. d. Hist. Nat. d'Autun. 1905. T. 18).

Eckenwalder J. North American cottonwoods (*Populus, Salicaceae*) in section *Abaso* and *Aigeiros* // J. Arnold Arbor. 1977. Vol. 58. N 3. P. 193—208.

Gombocz E. Monographia generis Populi. Budapest, 1908. 238 p.

Goeppert H. R. Die tertiäre Flora von Schossnitz in Schlesien. Corlitz. 1855. 52 S.

Heer O. Die tertiäre Flora der Schweiz. 1856. Bd 2. 110 S.

Heer O. Die tertiäre Flora der Schweiz. 1859. Bd 3. 378 S.

Heer O. Die fossile Flora der Polarländer // Fl. Foss. Arctica. 1868. Bd 1. 192 S.

Hough R. B. Handbook of the trees of the Northern United States and Canada east of the Rocky Mountains. N. Y., 1924. 470 p.

Knobloch E. Haben *Cinnamomum scheuchzeri* Heer und *C. polymorphum* (Al. Braun) Heer nomenklatorisch richtige Namen? // N. Jb. Geol. Pal. Mh. 1964. 10. S. 597—603.

Krüssmann G. Handbuch der Laubgehölze. Berlin—Hamburg, 1978. Bd 2. 450 S.

Saporta G. Flora des argiles du bassin de Marseille // Axn. Sc. Nat. Sér. 5. 1868. T. 9. P. 5—62.

Schimper W. Ph. Traité du paléontologie végétale. Paris, 1872. T. 2. 966 p.

Schneider C. K. Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Jena, 1906. Bd 1. 810 S.

Tanai T., Uemura K. The Oligocene Noda flora from the Yuyawan area of the Western end of Honshu, Japan. Pt 1 // Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo). Ser. C. 1991. Vol. 17. N 2. P. 57—80.

Unger F. Fossile Flora von Sotzka // Denkschr. Akad. Wissensch. 1850. Bd 2. S. 3—67.

Walter H. Die Floren der Haselbacher Serie im Weisselster — Becken Bezirk Leipzig, DDR // Abhandl. Staatl. Mus. Miner. Geol. Dresden, 1978. Bd 28. S. 1—200.

SUMMARY

The determination of the fossil leaves of *Populus* is based on the complex of diagnostic morphological features of subgenera and sections of this genus developed by the author. Documented on the territory of the former USSR are 60 fossil species of *Populus*, of which 5 are based on capsules and apparently belong to the respective species based on leaves. 31(27) species belong to the subgenus *Tacamahaca*, 7 species to the subgenus *Aigeiros*, 17 species to the subgenus *Populus* and 4(3) — to the subgenus *Turanga*. The oldest finding of a macrofossil remain of *Populus* (*P. kamaevae*), originating from the Late Danian of the Amur region (~ 63 myr ago), belongs to the subgenus *Tacamahaca*, section *Tacamahaca*, series *Laurifoliae*, which is adapted to the arid conditions and comprises 16 fossil species. The appearance of *P. kamaevae* is confined to the southern limit of the range of *Trochodendroides* flora that advanced in the Eastern Asia due to the Danian cooling almost up to 40° north. The likely origin of the genus *Populus* in this region agrees with the occurrence of the closely related genus *Idesia* (*Flacourtiaceae*) in the same area. The existence of *P. kamaevae* and related species can be traced throughout more than 20 myr. During the warming in the end of the Palaeocene—beginning of the Eocene, there was an explosive intrageneric differentiation of *Populus* evidenced by an almost simultaneous emergence of the sections *Leucoides*, *Trepidae*, and (probably slightly later) of the subgenus *Aigeiros*, in Kamchatka, and of the series *Latifolia*, section *Tacamahaca*, in the north of Yakutia.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.266.3 : 577.115 + 581.522.4

© Е. Р. Котлова,[1] Н. В. Шадрин[2]

УЧАСТИЕ МЕМБРАННЫХ ЛИПИДОВ В АДАПТАЦИИ *CLADOPHORA* (*CHLOROPHYTA*) К ОБИТАНИЮ В МЕЛКОВОДНЫХ ОЗЕРАХ С РАЗЛИЧНОЙ СОЛЕНОСТЬЮ

E. R. KOTLOVA, N. V. SHADRIN. THE ROLE OF MEMBRANE LIPIDS IN ADAPTATION OF *CLADOPHORA* (*CHLOROPHYTA*) TO LIVING IN SHALLOW LAKES WITH DIFFERENT SALINITY

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: +7(812)2344512
E-mail: kotlova@yandex.ru
[2] Институт биологии южных морей НАН Украины
335001 Севастополь, ул. Нахимова, 2
Факс: +38(0692)557813
E-mail: lib@ibss.iuf.net
Поступила 26.08.2002

Изучены состав и содержание мембранных глицеролипидов у 3 видов *Cladophora*, обитающих в сублиторальной зоне Черного моря (*C. vagabunda*) и близлежащих водоемах с различной соленостью (*C. liniformis*, *C. siwashiensis*). Показано, что у водорослей мелководных озер концентрация гликолипидов существенно ниже по сравнению с черноморским видом, причем самое низкое содержание этих соединений отмечено у *C. siwashiensis* из гиперсоленого озера. По концентрации фосфо- и бетаиновых липидов водоросли мелководных озер также уступают *C. vagabunda*. При этом для них характерно иное соотношение индивидуальных липидов. У *C. siwashiensis* значительно увеличено относительное содержание липидов, имеющих в составе молекулы триметиламмонийную группу, в том числе фосфатидилхолина и бетаинового липида — диацилглицерилтриметилгомосерина. Обсуждается физиологическая роль этих липидов в устойчивости *Cladophora* к высокому уровню солености воды.
Ключевые слова: *Cladophora*, липиды, адаптация, солеустойчивость.

Изменение липидого состава мембран в ответ на стрессовое воздействие является одной из важнейших реакций, позволяющей живым организмам быстро и без особых энергетических затрат приспосабливаться к тем или иным условиям обитания. К настоящему времени накоплен большой фактический материал, дающий возможность судить об универсальности или, напротив, специфичности адаптаций на уровне липидных молекул. Например, для гликолипидов — основных структурных компонентов мембран хлоропластов, одной из характерных реакций на действие стрессора является увеличение относительного содержания дигалактозилдиацилглицерина (ДГДГ) на фоне снижения концентрации моногалактозилдиацилглицерина (МГДГ). Учитывая, что соотношение МГДГ/ДГДГ во многом определяет организацию мембранных структур хлоропласта и, как следствие, интенсивность и продуктивность фотосинтеза (Maréchal et al., 1997), какое-либо изменение баланса этих липидных молекул приводит к немедленной модификации практически всех физиологических параметров и имеет большое значение для устойчивости растения в целом.

Адаптивные перестройки внехлоропластных мембран, построенных преимущественно из фосфолипидов, часто выражаются в увеличении относительного содержания фосфатидилхолина (ФХ) при одновременном снижении концентрации фосфатидил-

этаноламина (ФЭ). Основное значение такого перераспределения, вероятно, заключается в замене легкоокисляемого ФЭ на ФХ, который более устойчив к действию гидролаз и обладает выраженной антиокислительной активностью (Бурлакова, Храпова, 1985; Меньшов и др., 1996).

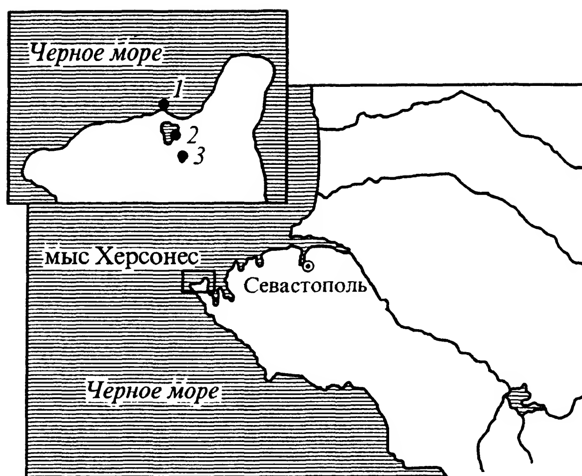
Наряду с фосфо- и гликолипидами многие водоросли, а также фотосинтезирующие бактерии, криптогамные растения и базидиомицеты содержат полярные глицеролипиды бетаинового типа. Представители данного класса соединений, как и ФХ, содержат триметиламмонийную группу в полярной части молекулы, но в отличие от этого фосфолипида не имеют остатка фосфорной кислоты. Бетаиновые липиды локализованы, как и большинство фосфолипидов, во внехлоропластных мембранах (Künzler et al., 1997; Moore et al., 2001) и рассматриваются некоторыми авторами в качестве «эволюционных предшественников фосфолипидов» (Sato, 1992; Dembitsky, 1996). Интересно, что у отдельных живых организмов, продуцирующих бетаиновые липиды, имеет место своеобразная компенсация — на определенных этапах развития или при резком изменении условий среды на фоне снижения содержания фосфолипидов увеличивается концентрация бетаиновых липидов (Peeler et al., 1989; Котлова, 2000; Rozentsvet et al., 2001). Какие механизмы лежат в основе частичной замены одних липидных молекул на другие, а также в чем заключается физиологический смысл этой замены, пока не известно. К настоящему времени получены лишь отдельные данные, косвенно указывающие на важную роль бетаиновых липидов в процессе адаптации. В частности, было показано, что у лишайника *Peltigera aphthosa* в условиях длительного обезвоживания соотношение индивидуальных мембранных липидов резко сдвигается в сторону увеличения относительного содержания бетаинового липида — диацилглицерилтриметилгомосерина (ДГТС) (Kotlova, Sinyutina, 2003). Поскольку в состоянии обезвоживания лишайник не способен синтезировать липиды, увеличение относительного содержания ДГТС указывает на различия в скоростях распада фосфо- и бетаиновых липидов. Возможно, устойчивость к гидролитическим процессам, являющаяся характерным признаком бетаиновых липидов (Dembitsky, 1996), имеет важное значение при адаптации живых организмов и к другим стрессовым воздействиям.

Целью настоящей работы было сравнение распределения мембранных липидов, в том числе бетаиновых, у низших растений, произрастающих в оптимальных и в стрессовых условиях. В качестве объекта исследования были выбраны зеленые водоросли из рода *Cladophora*, способные легко адаптироваться к разнообразным факторам внешней среды (Dodds, Gudder, 1992). Образцы водорослей собирали в сублиторальной зоне Черного моря и близлежащих соленом и опресненном мелководных озерах.

Необходимо отметить, что условия обитания в море и в мелководных стоячих водоемах значительно различаются. Основной характерной чертой мелководных озер является крайняя нестабильность показателей светового и температурного режимов, а также таких химических параметров, как значение pH, содержание O_2, CO_2, NaCl и т. д. (Stevenson, 1988). В летние месяцы водоросли мелководных закрытых водоемов гораздо в большей степени, по сравнению с морскими видами, испытывают стрессовое действие перегрева, избыточного освещения, высокого уровня УФ-В облучения и одновременно, вследствие нарушенного газообмена, недостаток CO_2. Кроме того, для многих озер характерно высокое содержание сероводорода, что также является лимитирующим фактором для многих видов водорослей и высших растений.

Материал и методика

Образцы водорослей были собраны 15 июля 2001 г. в Черном море и близлежащих озерах в районе мыса Херсонес (см. рисунок). В исследовании использовали только массовые и соответственно наиболее успешно адаптировавшиеся к определенным местообитаниям виды: *Cladophora vagabunda* (L.) Hoek. — один из наиболее рас-



Схематическая карта мест сбора образцов *Cladophora*.

1 — сублиторальная зона Черного моря, *2* — соленое озеро, *3* — опресненное озеро.

пространенных видов Черного моря; *C. liniformis* Kütz. — преобладающий вид мелководного опресненного озера; *C. siwashiensis* C. Meyer. — доминирующий вид гиперсоленого озера, образующий мощные маты на поверхности воды. Следует особо подчеркнуть, что виды рода *Cladophora* принципиально не различаются по абсолютному содержанию и распределению индивидуальных липидов (Dembitsky, Rozentsvet, 1996). Таким образом, вариабельность их липидного состава можно расценивать как следствие адаптации к определенным условиям среды обитания.

Отобранные для биохимического анализа слоевища водорослей промывали дистиллированной водой, с помощью фильтровальной бумаги удаляли излишки влаги и немедленно фиксировали в смеси хлороформ-метанол (1 : 1 по объему). Фиксированный материал хранили в плотно закупоренных стеклянных пробирках при температуре –4 °С в течение недели.

Измерения физико-химических параметров воды в прибрежной зоне Черного моря, соленом и опресненном озерах проводили, как описано ранее (Шадрин и др., 2001). Данные за период 2000—2001 гг. приведены в табл. 1.

В исследовании использованы общепринятые методы экстракции (Bligh, Dyer, 1959) и фракционирования (Кейтс, 1975) липидов. Индивидуальные компоненты полярных липидов анализировали с помощью ВЭТСХ на пластинах со слоем микрофракционированного силикагеля, закрепленного золем кремневой кислоты. Гликолипиды разделяли одномерной ВЭТСХ в системе растворителей ацетон-толуол-вода (90 : 30 : 8 по объему). Индивидуальные фосфолипиды анализировали с использованием двумерной ВЭТСХ (Vaskovsky, Terekhova, 1979) с модификациями в

ТАБЛИЦА 1

Диапазон сезонных изменений поверхностной температуры, солености и значений pH воды в местах сбора образцов *Cladophora* по данным за 2000—2001 гг.

	T, °C	S, ‰	pH
Черное море	4.1—(21.0)—26.5	17.5—(17.8)—18.3	8.0—(8.0)—8.9
Опресненное озеро	0.7—(29.5)—30.1	2.0—(7.7)—14.0	7.9—(8.7)—8.7
Соленое озеро	1.7—(30.7)—34.4	64.5—(101.0)—106.2	5.2—(7.7)—8.4

Примечание. В скобках приведены значения параметров на момент проведения сборов (15 июля 2001 г.).

системах растворителей: хлороформ-метанол-толуол-28 %-й аммиак (65 : 30 : 10 : 6 по объему) — первое направление, и хлороформ-метанол-толуол-ацетон-уксусная кислота-вода (70 : 30 : 10 : 5 : 4 : 1) — второе направление. Липиды идентифицировали, используя стандартные свидетели и специфические реагенты на отдельные функциональные группы: α-нафтол в метаноле — для гликолипидов, реактив Васьковского, Латышева — для фосфолипидов, реактив Драгендорфа для холинсодержащих липидов, раствор нингидрина в ацетоне — для липидов, содержащих первичную аминогруппу (Кейтс, 1975).

Содержание глико-, фосфо- и бетаиновых липидов определяли, как описано ранее (Бычек-Гущина и др., 1999).

Данные, полученные после статистической обработки 3 независимых биологических повторностей, представлены в виде $M \pm m_M$, где M — средняя арифметическая, m_M — ошибка средней арифметической. Достоверность влияния фактора местообитания на содержание липидов оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа при доверительном уровне значимости $P_1 = 95$ %.

Результаты и обсуждение

Данные по составу и содержанию гликолипидов *Cladophora*, являющихся наряду с фосфатидилглицерином (ФГ) основными липидными компонентами мембран хлоропластов, представлены в табл. 2. Для всех исследованных образцов характерно типичное для большинства зеленых водорослей распределение гликолипидов (Thompson, 1996) — во всех случаях доминирующим компонентом являлся МГДГ, за которым следовали ДГДГ и СХДГ. Однако необходимо отметить, что водоросли из различных местообитаний сильно различались по абсолютному содержанию гликолипидов. Так, суммарная концентрация гликолипидов *C. liniformis*, собранной в закрытом опресненном водоеме, оказалась в два раза ниже концентрации гликолипидов, выделенных из *C. vagabunda*, произрастающей в море. У *C. siwashiensis*, собранной в соленом озере, было выявлено еще более низкое содержание гликолипидов. При этом уменьшение концентрации гликолипидов сопровождалось снижением индекса МГДГ/ДГДГ. Поскольку известно, что более высокое значение данного индекса характерно для тилакоидов гран, причем в наибольшей степени для их состыкованных участков, обогащенных комплексами фотосистемы II (Regnault et al., 1995; Siegenthaler, Trèmoliéres, 1998), можно предположить, что снижение величины индекса МГДГ/ДГДГ у видов *Cladophora*, собранных в мелководных закрытых водоемах, обусловлено уменьшением доли состыкованных гранальных тилакоидов и соответственно относительным увеличением доли тилакоидов стромы. В качестве одного из доводов в пользу данного предположения можно рассматривать и уменьшение относительного содержания ФГ — фосфолипида, локализованного преиму-

ТАБЛИЦА 2

Состав и содержание гликолипидов в образцах *Cladophora*, собранных в сублиторальной зоне Черного моря и мелководных озерах различной степени солености (мкг/г сухой массы)

	Черное море	Опресненное озеро	Соленое озеро
МГДГ	1464 ± 67 а	674 ± 52 б	387 ± 16 в
ДГДГ	1049 ± 26 а	543 ± 24 б	371 ± 29 в
СХДГ	671 ± 35 а	288 ± 14 б	166 ± 16 в
МГДГ/ДГДГ	1.4	1.2	1.0

Примечание. ДГДГ — дигалактозилдиацилглицерин, МГДГ — моногалактозилдиацилглицерин, СХДГ — сульфохиновозилдиацилглицерин. Достоверно различающиеся значения отмечены разными буквами а—в).

ТАБЛИЦА 3

Состав и содержание фосфо- и бетаиновых липидов в образцах *Cladophora*, собранных в сублиторальной зоне Черного моря и мелководных озерах различной степени солености (мкг/г сухой массы)

	Черное море	Опресненное озеро	Соленое озеро
ДГТС	965 ± 93 а	190 ± 4 б	194 ± 7 б
лизо-ДГТС	—	51 ± 9 а	158 ± 19 б
ФХ	483 ± 28 а	240 ± 7 б	348 ± 22 в
лизо-ФХ	—	28 ± 2 а	27 ± 3 а
ФЭ	260 ± 5 а	108 ± 11 б	60 ± 1 в
ФГ	400 ± 21 а	145 ± 13 б	57 ± 5 в
ФИ	185 ± 11 а	101 ± 3 б	45 ± 3 в
ДГТС+ФХ/ФЭ+ФГ+ФИ	1.7	1.4	5.0

Примечание. ДГТС — диацилглицерилтриметилгомосерин, ФГ — фосфатидилглицерин, ФИ — фосфатидилинозит, ФХ — фосфатидилхолин, ФЭ — фосфатидилэтаноламин. При вычислении соотношений индивидуальных липидов ДГТС и ФХ учитывали вместе с их лизо-формами. Достоверно различающиеся значения отмечены разными буквами (а—в).

щественно в тилакоидах гран и отвечающего за стабилизацию олигомерной структуры хлорофилл-белкового комплекса фотосистемы II (табл. 3). Не исключено, что снижение относительного содержания МГДГ и ФГ у видов *Cladophora*, произрастающих в мелководных водоемах, направлено на уменьшение повреждающего действия избыточного света, которое испытывают водоросли из этих местообитаний. Подобные адаптивные перестройки фотосинтетического аппарата, индуцированные светом высокой интенсивности и выражающиеся в редукции хлорофиллов и МГДГ, были показаны для многих видов зеленых водорослей и высших растений (Harwood, 1998), в том числе для *Cladophora* (Napolitano, 1994). Следует подчеркнуть, что высокая концентрация солей в среде обитания водорослей также может стимулировать уменьшение уровня МГДГ. Так, например, было показано, что при трансплантации *C. vagabunda* из озера с соленостью 50 ‰ в гиперсоленый водоем с соленостью 200 ‰ индекс МГДГ/ДГДГ снижается с 1.2 до 0.6 (Elenkov et al., 1996). Существенное значение фактора солености воды для формирования фотосинтетического аппарата водорослей подтверждается и результатами нашего исследования. Согласно полученным данным, для *C. siwashiensis*, произрастающей в соленом озере, характерны не только самое низкое абсолютное содержание общих гликолипидов, но и самое низкое значение индекса МГДГ/ДГДГ.

Среди фосфолипидов трех видов *Cladophora* были идентифицированы ФХ, ФЭ, ФГ, фосфатидилинозитол (ФИ), а также минорные фосфолипиды — дифосфатидилглицерин и фосфатидная кислота. Кроме того, все исследованные виды включали липид бетаинового типа — ДГТС. В образцах *C. liniformis* и *C. siwashiensis* обнаружено значительное количество частично деацилированных липидов, в том числе лизо-ФХ и лизо-ДГТС (табл. 3).

Согласно полученным результатам, для образцов *C. vagabunda*, собранных в море, характерно типичное для многих видов зеленых водорослей распределение индивидуальных липидов (Thompson, 1996), среди которых преобладали ДГТС (42 % от суммы фосфо- и бетаиновых липидов), ФХ (21 %) и ФГ (17 %). Относительное содержание ФЭ и ФИ составляло 11 и 8 % соответственно. Близкие значения были получены ранее для *Cladophora prolifera*, собранной в Средиземном море (Dembitsky, Rozentsvet, 1996).

У *C. liniformis* и *C. siwashiensis*, произрастающих в мелководных озерах, концентрация фосфолипидов и ДГТС оказалась существенно ниже, чем у морских образцов. При этом обращает на себя внимание следующий факт: по содержанию одних липидов, в том числе ФЭ, ФГ и ФИ, водоросли из гиперсоленого озера и опресненного

водоема заметно различаются. Как и в случае гликолипидов, высокая концентрация соли в среде обитания приводит к значительной редукции данных соединений. В то же время по содержанию ФХ и бетаиновых липидов (с учетом лизо-форм) *C. siwashiensis* из гиперсоленого озера существенно превосходит пресноводную *C. liniformis*. Полученные данные соответствуют имеющимся результатам (Peeler et al., 1989), согласно которым повышение концентрации NaCl в среде культивирования зеленой водоросли *Dunaliella salina*, известной своей солеустойчивостью, коррелирует с увеличением относительного содержания ДГТС и уменьшением ФЭ и ФГ. При этом уровень ФХ увеличивается при средних значениях концентрации NaCl в среде и остается практически неизменным при высоких. В нашей работе, выполненной на водорослях из естественных местообитаний, получены близкие результаты, подтверждающие важную роль бетаиновых липидов и ФХ в устойчивости видов *Cladophora* к высокому уровню солености воды.

В заключение важно отметить, что процессы накопления бетаиновых липидов и ФХ на фоне редукции всех остальных полярных глицеролипидов у *C. siwashiensis*, обитающей в гиперсоленом озере, происходят одновременно. Таким образом, адаптация липидного компонента мембран к избытку соли осуществляется не путем частичной замены фосфолипидов на бетаиновые, как предполагалось ранее (Котлова, 2000), а за счет увеличения вклада липидов, имеющих в составе молекулы триметиламмонийную группу, к которым относятся и липиды бетаинового типа, и ФХ. Это положение наглядно иллюстрирует значение отношения суммы ДГТС и ФХ к остальным липидам. Из табл. 3 видно, что мембраны *C. siwashiensis* построены преимущественно из бетаиновых липидов и ФХ (ДГТС + ФХ/ФЭ + ФГ + ФИ равно 5.0), в то время как в сложении мембранных структур *C. vagabunda* и *C. liniformis* заметную роль играют также и другие фосфолипиды (ДГТС + ФХ/ФЭ + ФГ + ФИ равно 1.7 и 1.4 соответственно). Физиологическое значение увеличения вклада липидов, содержащих триметиламмонийную группу, для устойчивости видов *Cladophora* к солевому стрессу можно объяснить антиокислительными свойствами этих соединений. Ранее было показано, что ФХ обладает достаточно высокой собственной антиокислительной активностью и способен выполнять роль синергиста в процессе восстановления фенольных антиоксидантов (Сторожок и др., 1997). Кроме того, не исключено, что адаптивное значение накопления этих липидов связано с процессом трехступенчатого метилирования, которое является заключительным этапом в синтезе ФХ и ДГТС. Известно, что метилирование ФЭ до ФХ сопровождается усилением функции рецепции, активацией гормональных систем, увеличением концентрации внутриклеточного Ca^{2+} и последующим включением Ca^{2+}-системы трансдукции сигнала (Hirata, Axelrod, 1980; Синютина, 1990). Конечным результатом этих реакций являются активация фактора транскрипции и синтез необходимых в условиях стресса продуктов.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность сотруднику лаборатории альгологии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН Н. А. Ковальчуку за определение видов *Cladophora*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49600) и INTAS (проект № 30776) и программы РАН «Фундаментальные основы управления геологическими ресурсами».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бурлакова Е. Б., Храпова Н. Г. Перекисное окисление липидов мембран и природные антиоксиданты // Успехи химии. 1985. Т. 54. Вып. 9. С. 1540—1558.

Бычек-Гущина И. А., Котлова Е. Р., Хейпиепер Х. Влияние сернистого ангидрида на липидный и жирнокислотный состав лишайников // Биохимия. 1999. Т. 64. Вып. 1. С. 76—82.

Кейтс М. Техника липидологии. Выделение, анализ и идентификация липидов. М., 1975. 322 с.
Котлова Е. Р. Антиокислительные системы лишайников: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 35 с.
Меньшов В. А., Шишкина Л. Н., Бурлакова Е. Б., Кишковский З. Н. Биофизические и биохимические аспекты регуляции перекисного окисления липидов клеток винных дрожжей // Биофизика. 1996. Т. 41. Вып. 6. С. 1239—1246.
Синютина Н. Ф. Роль ауксина в процессе переметилирования фосфолипидов мембран колеоптилей кукурузы // Вестн. Ленинградск. ун-та. Сер. 3. Биология. 1990. Вып. 4. № 24. С. 86—89.
Сторожок Н. М., Пирогов Н. О., Храпова Н. Г., Бурлакова Е. Б. Кинетика и механизм взаимодействий α-токофероксильных радикалов с ненасыщенными жирными кислотами и фосфолипидами // Биоантиоксидант. Матер. междунар. симп. «Медицина и охрана здоровья». Тюмень, 1997. С. 26—28.
Шадрин Н. В., Загородняя Ю. А., Неврова Е. Л. и др. Гидроэкологическая система Бакальской косы: проблемы изучения и сохранения уникального природного разнообразия // Научн. зап. Тернопольск. гос. пед. инст. сер. биология. 2001. Т. 3. Вып. 14. С. 168—170.
Bligh E. G., Dyer W. J. A rapid method of total lipid extraction and purification // Canad. J. Biochem. Physiol. 1959. Vol. 37. N 8. P. 911—915.
Dembitsky V. M. Betaine ether-linked glycerolipids: chemistry and biology // Progr. Lipid Res. 1996. Vol. 35. N 1. P. 1—51.
Dembitsky V. M., Rozentsvet O. A. Distribution of polar lipids in some marine, brackish and freshwater green macrophytes // Phytochemistry. 1996. Vol. 41. N 2. P. 483—488.
Dodds W. K., Gudder D. A. The ecology of *Cladophora* // J. Phycol. 1992. Vol. 28. P. 415—427.
Elenkov I., Stefanov K., Dimitrova-Konaklieva S., Popov S. Effect of salinity on lipid composition of *Cladophora vagabunda* // Phytochemistry. 1996. Vol. 42. N 1. P. 39—44.
Harwood J. L. Environmental effects on plant lipid biochemistry // Lipids in photosynthesis: structure, function and genetics. Siegenthaler P.-A., Murata N. (eds.). The Netherlands, 1998. P. 305—347.
Hirata F., Axelrod J. Phospholipid methylation and biological signal transmission // Science. 1980. Vol. 209. P. 1082—1090.
Kotlova E. R., Sinyutina N. F. The role of betaine lipids in adaptation of lichen *Peltigera aphthosa* to long-term dehydration // Advanced Researches on Plant Lipids. Proc. of 15th Intern. Symp. on Plant Lipids. Murata N., Yamada M., Nishida I. et al. (eds.). Kluwer Academic Publishers, 2003. P. 373—376.
Künzler K., Eichenberger W., Radunz A. Intracellular localization of two betaine lipids by cell fractionation and immunomicroscopy // Z. Naturf. 1997. Bd 52b. S. 487—495.
Maréchal E., Block M. A., Dorne A.-J. et al. Lipid synthesis and methabolism in the plastid envelope // Physiol. Plant. 1997. Vol. 100. N 1. P. 65—77.
Moore T. S., Du Z., Chen Z. Membrane lipid biosynthesis in *Chlamydomonas reinhardtii. In vitro* biosynthesis of diacylglyceryltrimethylhomoserine // Pl. Physiol. 2001. Vol. 125. P. 423—429.
Napolitano G. E. The relationship of lipids with light and chlorophyll measurements in freshwater algae and periphyton // J. Phycol. 1994. Vol. 30. P. 943—950.
Peeler T. C., Stephenson M. B., Einspahr K. J., Thompson G. A. Lipid characterization of an enriched plasma membrane fraction of *Dunaliella salina* grown in media of varying salinity // Pl. Physiol. 1989. Vol. 89. P. 970—976.
Regnault A., Chervin D., Chammal A. et al. Lipid composition of *Euglena gracilis* in relation to carbon-nitrogen balance // Phytochemistry. 1995. Vol. 40. N 3. P. 725—733.
Rozentsvet O. A., Saksonov S. V., Filin V. R., Dembitsky V. M. Seasonal changes of lipid content in the leaves of some ferns // Physiol. Pl. 2001. Vol. 113. P. 59—63.
Sato N. Betaine lipids // Bot. Mag. 1992. Vol. 105. P. 185—197.
Siegenthaler P.-A., Trèmoliéres A. Role of acyl lipids in the function of photosynthetic membranes in higher plants // Lipids in photosynthesis: structure, function and genetics. Siegenthaler P.-A., Murata N. (eds.). The Netherlands, 1998. P. 145—173.
Stevenson J. C. Comparative ecology of submersed grass beds in freshwater, estuarine, and marine environments // Limnol. Oceanogr. 1988. Vol. 33. N 4 (part 2). P. 867—893.
Thompson G. A. Lipids and membrane function in green algae // Biochim. Biophys. Acta. 1996. Vol. 1302. N 1. P. 17—45.
Vaskovsky V. E., Terekhova T. A. HPTLC of phospholipid mixtures containing phosphatidylglycerol // J. High Resol. Chromatogr. Chromatogr. Communicat. 1979. Vol. 2. N 11. P. 671—672.

SUMMARY

Membrane lipid composition of three *Cladophora* species inhabiting in sublittoral zone of the Black Sea (*C. vagabunda*) as well as nearest shallow lakes with different salinity (*C. liniformis*, *C. siwashiensis*) was analyzed and compared. The algae from freshwater and especially saline lake were shown to have lower concentration of glycolipids in comparison with *C. vagabunda*. Furthermore these two algal species were characterized by lower content of both phospho- and betaine lipids. It is necessary to emphasize that the decrease of individual phospho- and betaine lipid amount was associated with rearrangement in their composition. In *C. siwashiensis* from saline lake the significant increase of percentage of lipids with trimethyl ammonium group, including

phosphotidylcholine and betaine lipid diacylglyceryl-*N*, *N*, *N*-trimethylhomoserine, was observed. These lipids are considered to play an important role in adaptation of *Cladophora* species to high salinity.

УДК 582.29 Бот.журн., 2003 г., т. 88, № 5

© Т. Ю. Толпышева, Н. В. Пелепец

РАЗВИТИЕ ПЕРВИЧНОГО СЛОЕВИЩА *CLADONIA CONIOCRAEA* (*CLADONIACEAE, LICHENS*) ИЗ СОРЕДИЙ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

T. Yu. TOLPYSCHEVA, N. V. PELEPEC. DEVELOPMENT OF THE PRIMARY THALLUS OF *CLADONIA CONIOCRAEA* (*CLADONIACEAE, LICHENS*) FROM SOREDIA IN THE NATURE

Кафедра микологии и альгологии Биологического факультета
Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
119899 Москва, Ленинские горы
Факс (095)939-39-70
E-mail: tolpysheva@1.mycol.bio.msu.ru
Поступила 11.04.2001

Методом сканирующей электронной микроскопии изучено развитие чешуек первичного слоевища *Cladonia coniocraea* из соредий на коре сосны и мхах. Выявлены как общие, так и специфические особенности развития слоевища на разных субстратах. Соприкосновение с субстратом стимулирует образование соредиями прикрепительных гиф. Соредии, развивающиеся на мхах, кроме субстратных прикрепительных гиф образуют «воздушные» прикрепительные гифы, что связано с колебаниями субстрата. Развитие примордия *C. coniocraea* начинается после слияния между собой нескольких соредий. Молодая чешуйка образует в месте соприкосновения с субстратом валик, который состоит из плотного сплетения анастомозирующих гиф. Развитие ризоидальных структур и процесс дифференциации примордия на внутренние слои (коровый, зону фотобионта, сердцевину) идут параллельно. Имеются различия в характере прикрепления молодых чешуек первичного слоевища к коре сосны и ко мхам.
Ключевые слова: лишайники, соредии, развитие слоевища, субстрат.

Cladonia coniocraea (Flörke) Spreng. — один из наиболее распространенных эврисубстратных видов рода *Cladonia* в средней полосе России. Размножение лишайника осуществляется в основном вегетативными пропагулами — соредиями, которые образуются не только на подециях, но и на нижней стороне чешуек первичного слоевища (Ullrich, 1956; Трасс, 1978). Соредии состоят из клеток фотобионта и грибных гиф, имеют небольшие размеры и могут осуществлять функции расселения в период «бездействия» аскоспор (Pyatt, 1973). Они разносятся воздушными потоками (Brodie, Gregory, 1953; Barkman, 1958; Armstrong, 1992), насекомыми (Darbishire, 1897, цит. по: Окснеру, 1974; Barkman, 1958), каплями дождя (Bailey, 1966). Плохая смачиваемость соредиев способствует защите клеток фотобионта и тем самым повышает устойчивость лишайника к атмосферному загрязнению в период дождей.

C. coniocraea широко распространена на территории России и встречается как в чистых, так и довольно загрязненных районах, в том числе и в крупных промышленных центрах, например на территории г. Москвы (Слука, Абрамова, 1984; Бязров, 1996; Пчелкин, 1998). Не исключено, что ее устойчивость к загрязнению воздуха обусловлена также и соредиозным налетом, покрывающим всю поверхность подециев.

Материал и методика

Для изучения развития чешуек первичного слоевища из соредиев использовали сканирующий электронный микроскоп Hitachi S-405A. Материал для исследования собирали на территории Окского государственного биосферного заповедника (Рязан-

ская обл.). *C. coniocraea* с кусочками коры из нижней части стволов сосен переносили в бумажные пакеты. После просмотра под бинокуляром исследуемый материал прикрепляли к предметным столикам микроскопа и без фиксации напыляли серебром в вакууме.

Результаты и обсуждение

На субстрате соредии располагаются обычно не по одиночке, а группами. При этом соредии имеют разные размеры и либо соприкасаются друг с другом, либо расположены друг от друга на некотором расстоянии (табл. I, *1*). Перенесенная на субстрат ветром, дождем или насекомыми соредия первоначально лишена каких-либо прикрепительных структур. Контакт с чужеродной поверхностью (субстратом) стимулирует образование органов прикрепления. Первоначально это отдельные гифы микобионта, отходящие от соредии в месте ее соприкосновения с субстратом. Они закрепляют соредию на субстрате.

Концы гиф по мере приближения к субстрату утончаются (табл. I, *2*. *3*). Эффект «расщепления» в точке соприкосновения с субстратом достигается тем, что концы близко расположенных друг к другу, идущих параллельно и частично сросшихся или склеенных между собой гиф расходятся (табл. I, *3*).

Особенностью ранних стадий прорастания соредий на моховых субстратах является развитие прикрепительных «воздушных» гиф наряду с гифами, идущими непосредственно по субстрату. Они могут образовываться из любой части соредии сбоку или сверху, и их образование связано с колебаниями листочков и побегов мхов. Колеблющийся субстрат, касающийся время от времени соредии, играет роль раздражителя, стимулируя своими прикосновениями образование у соредии дополнительных прикрепительных структур. В этом случае соредия нередко стремится прикрепиться не только к боковым частям листочка мха, на который она попала, но и к любым частям растения. В результате этого можно наблюдать шарики соредий, висящие на грибных гифах, как на ловчей сети паука между разными листочками мхов или между листочками мхов и побегами (табл. I, *4*, *5*). Кроме прикрепительных гиф можно наблюдать гифы, идущие от одной соредии к другой, что приводит к срастанию соредий между собой (табл. II, *1*).

Развитие примордия начинается только после того, как соредии закрепятся на субстрате, при этом, как правило, происходит объединение нескольких соредий. По мере развития примордия та его часть, от которой отходят прикрепительные гифы, в дальнейшем преобразуется в вентральную сторону чешуйки и коровый слой здесь не развивается. На дорзальной стороне примордия формируется коровый слой. Рост будущей чешуйки сначала происходит перпендикулярно субстрату, так что различить ее дорзальную и вентральную стороны можно только по наличию или отсутствию корового слоя.

Из рыхло расположенных гиф возникает небольшая перемычка, которая в дальнейшем преобразуется в базальную, суженную часть чешуйки — подобие «ножки» (табл. II, *2*). Но на ранних стадиях развития, вблизи субстрата, она некоторое время остается с дорзальной стороны без корового слоя.

У чешуйки в месте первичного контакта соредии с субстратом формируется плотное гифовое образование — валик (табл. II, *3*, *4*), в результате чего гифы как бы меняют направление. Создается впечатление, что эта валикообразная структура образована «другими» гифами, идущими перпендикулярно по отношению к гифам, отходящим от чешуйки. Гифы валика срастаются между собой, образуя подобие тканей (табл. II, *4*).

Развитие ризоидальных структур протекает одновременно с процессом внутренней дифференциации. На коре сосен у маленьких чешуек, имеющих уже коровый слой, ризоидальные гифы постепенно трансформируются в ризоиды (табл. III, *1*). При развитии на мхах образование ризоидов задерживается, и чешуйки удерживаются на

субстрате за счет обильного разрастания прикрепительных гиф, покрывающих листочки и побеги мхов густым войлоком (табл. III, *2*).

Как показало проведенное исследование, имеются как сходные черты развития чешуек первичного слоевища *C. coniocraea* из соредий, так и некоторая специфика, обусловленная характером субстрата. Общее — слияние в единый организм различных, близко расположенных друг к другу соредий. Этот процесс наблюдается в природных (Tobler, 1942/1943; Ott, 1987c) и лабораторных условиях (Stocker-Worgotter, Tuck, 1990), что свидетельствует о едином механизме формирования ранних стадий слоевищ соредиальными видами лишайников, относящихся к разным систематическим группам. Он, по-видимому, не зависит ни от систематической принадлежности микобионта, ни от систематической принадлежности фотобионта, а обусловлен эволюцией симбиоза лишайников.

Объединение соредий в единый организм имеет важное биологическое значение. Соредии — органы вегетативного размножения лишайников. Поэтому они несут генетическую информацию только той особи, от которой произошли. Это отличает их от аскоспор. Но сливаться могут соредии, произошедшие от разных особей, что приводит к обмену генетической информацией. Возможно, именно этим объясняется большой внутривидовой полиморфизм кладоний и некоторых других видов лишайников, размножающихся соредиями.

Таким образом, размножаясь вегетативно с помощью соредиев, лишайники решили для себя важную общебиологическую проблему — проблему обмена генетической информацией в отсутствие репродуктивных половых структур. Для лишайников это имеет первостепенное значение, поскольку при размножении аскоспорами микобионту нужно затратить определенные усилия на поиск подходящего партнера — того фотобионта, с которым возможны симбиотрофные взаимоотношения, с которым возможно создать новое лишайниковое слоевище. В случае соредиального размножения оба симбионта находятся вместе, кроме того возможно их объединение с другими подобными структурами, но несущими другую генетическую информацию. Этот новый шаг в эволюции мог способствовать угасанию полового процесса у микобионтов. Подтверждением такой точки зрения служит то, что лишайники, размножающиеся с помощью соредиев, обычно редко образуют плодовые тела.

Как показали работы по ресинтезу лишайников в лабораторных условиях (Ahmadjian, Jacobs, 1987; Ahmadjian, 1990, и др.), несмотря на то что микобионт может вступать в симбиотрофные взаимоотношения иногда с различными видами фотобионтов, имеется четко выраженная специфичность, своеобразный молекулярный механизм узнавания симбионтами друг друга в предпочтении того бионта, с которым возможно образование лишайникового слоевища. Не исключено, что при слиянии соредий может наблюдаться нечто подобное — наличие определенных физиолого-биохимических механизмов, обеспечивающих слияние «родственных» соредий.

В то же время соредия в отличие от споры находится в привилегированном положении, поскольку имеет все необходимые предпосылки как для создания слоевища, так и для обмена генетической информацией.

Обычно в природных условиях образование чешуйки первичного слоевища начинается после слияния нескольких соредий. Не исключено, что образование чешуйки первичного слоевища возможно и из одной соредии с несколькими клетками водорослей, и из соредии с одной клеткой водоросли. Однако здесь все еще не совсем ясно, поскольку наблюдать это в природных условиях по многим причинам практически невозможно, а данные по ресинтезу лишайников в лабораторных условиях противоречивы. Например, образование фибриллы *Usnea strigosa* возможно при наличии одной клетки фотобионта, а для ресинтеза *Cladonia cristatella* одной клетки фотобионта недостаточно (Ahmadjian, Jacobs, 1987; Ahmadjian, 1990).

По-видимому, гифы микобионта, участвующие в прикреплении соредии, выделяют какое-то клейкое вещество, с помощью которого они приклеиваются к субстрату. Известно, что именно клейкое желатинообразное вещество удерживает прорастающие споры на субстрате (Ott, 1987b).

Образование прикрепительных гиф начинается только после попадания соредии на субстрат. По-видимому, раздражение, которое испытывает микобионт, соприкасаясь с субстратом, является тем пусковым механизмом, который заставляет гифы расти. Согласно данным F. Rosendahl (1907), образование ризоидов у коричневых пармелий начинается только после соприкосновения их лопастей с субстратом.

В свою очередь характер субстрата может определять, по какому пути пойдет развитие ризоидальных структур (Galloe, 1954; Peveling, 1973; Letrouit-Galinou, Asta, 1994). Подвижность мохового субстрата создает предпосылки как для задержки развития этих структур вследствие потери соредией пространственной ориентации, так и для развития ризоидального войлока, состоящего из тонких, ветвящихся, перепутанных между собой и анастомозирующих грибных гиф, оплетающих колеблющийся субстрат со всех сторон и способствующих тем самым более прочному закреплению соредии и развивающегося слоевища на неустойчивом субстрате. Этот войлок внешне напоминает ризоидальные структуры пельтигер.

Образование примордия начинается только после закрепления соредий на субстрате и нередко после слияния нескольких соредий. Перпендикулярный рост примордия субстрату предшествует процессу дифференциации тканей слоевища и процессу формирования ризоидов, что согласуется с данными S. Ott (1987a) о зависимости этих процессов у разных видов лишайников от сезона года. По всей видимости, на скорость протекания этих процессов влияют не только климатические факторы, но и специфика субстрата. На устойчивых, неподвижных субстратах эти процессы могут идти быстрее, а на неустойчивых — медленнее, так как вызванные колебаниями субстрата касания соредии могут приводить к нарушениям в пространственной ориентации. Такое запаздывание в развитии слоевища в определенных условиях может оказаться губительным для некоторых видов лишайников.

В то же время условия влажности на моховом субстрате и коре различаются, а это имеет немаловажное значение для развития слоевищ лишайников. На ранних стадиях развития, когда еще не развит коровый слой, лишайники предпочитают более влажные субстраты. Моховой субстрат, который в отличие от коры сосен дольше сохраняет влажность, может быть более подходящим для прорастания соредий, роста примордия и дифференциации слоевища *C. coniocraea*. По-видимому, процесс задержки развития слоевища, обусловленный неустойчивостью мохового субстрата, компенсируется у некоторых видов лишайников, в частности у *C. coniocraea*, более подходящими условиями влажности. Поэтому такие виды лишайников одинаково успешно могут произрастать как на коре деревьев, так и на мхах.

Заключение

Как показало проведенное исследование, именно соприкосновение с субстратом является пусковым механизмом образования соредиями прикрепительных гиф. Развитие примордия у *C. coniocraea* начинается обычно после слияния между собой нескольких соредий. В месте соприкосновения молодой чешуйки с субстратом формируется валик, состоящий из плотного сплетения анастомозирующих гиф. Развитие ризоидальных структур идет параллельно с процессом дифференциации внутренних структур примордия на коровый слой, зону фотобионта и сердцевину, но может задерживаться на колеблющихся субстратах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бязров Л. Г. Видовое разнообразие лишайников Москвы // Бюл. Моск. общ-ва испытателей природы. Отд. Биол. 1996. Т. 101. Вып. 3. С. 68—77.

Окснер А. Н. Морфология, систематика и географическое распространение // Определитель лишайников СССР. Л., 1974. Вып. 2. С. 1—283.

Пчелкин А. В. Лихеноиндикационное картирование территории парка «Сокольники» // Тр. междунар. конф. посвящ. 80-летию кафедры микологии и альгологии Московского государственного университета и

90-летию со дня рождения М. В. Горленко. Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии. М., 1998. С. 379—380.
Слука З. А., Абрамова Л. И. Мхи и лишайники лесопарка «Лосиный остров» // Вестн. Моск. ун-та. 1984. Сер. 16. Биология. № 2. С. 11—19.
Трасс Х. Х. Сем. *Cladoniaceae* // Определитель лишайников СССР. Л., 1978. Т. 5. С. 7—79.
Ahmadjian V. What have synthetic lichens told us about real lichens? // Bibl. Lichenol. 1990. Vol. 38. P. 3—12.
Ahmadjian V., Jacobs J. B. Studies on the development of synthetic lichens // Bibl. Lichenol. 1987. Vol. 25. P. 47—58.
Armstrong R. A. Soredial dispersal from individual soralia in the lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. // Envir. Experim. Bot. 1992. Vol. 32. N 3. C. 55—63.
Bailey R. H. Studies on the dispersal of lichen soredia // J. Linn. Soc. Bot. 1966. Vol. 59. N 380. P. 479—490.
Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen, 1958. 628 p.
Brodie H. J., Gregory P. H. The action of windon the dispersal of spores from cup-shaper plant structures // Can. J. Bot. 1953. Vol. 31. N 4. P. 402—410.
Galloe O. Natural history of the Danish lichens, Copenhagen, 1954. Part. 9. 194 p.
Letrouit-Galinou M. A., Asta J. Thallus morphogenesis in some lichens // Crypt. Bot. 1994. Vol. 4. P. 274—282.
Ott S. Differences in the developmental rates of lichens // Ann. Bot. Fennici. 1987a. Vol. 24. P. 385—393.
Ott S. Sexual reproduction and development adaptations in *Xanthoria parietina* // Nord. J. Bot. 1987b. Vol. 7. P. 219—228.
Ott S. The juvenile development of lichen thalli from vegetative diaspores // Symbiosis. 1987c. N 3. P. 57—74.
Peveling E. Fine structure // The Lichens / Ahmadijan V., Hale M. E. (eds.). New York, 1973. P. 147—184.
Pyatt B. Lichen propagules // The Lichens / Ahmadjian V., Hale M. E. (eds.) New York, 1973. P. 117—145.
Rosendahl F. Vergleichende anatomische Untersuchungen über die braunen Parmelien // Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 1907. Bd 87. N 3. S. 404—467.
Stocker-Worgotter E., Tuck R. Thallus formation of the cyanobacterial lichen *Peltigera didactyla* from soredia under laboratory conditions // Crypt. Bot. 1990. Vol. 103. N 3. P. 315—321.
Tobler F. Die Entwicklung und Wandlung des Zusammenlebens von Pilzen und Algen // Arch. Microbiol. 1942/1943. Bd 13. S. 150—158.
Ullrich J. Beobachtungen an Cladonien. 1. Partiell isolaterale Primarthalli der Cladonien. 2. Zur Artberechtigung von *Cladonia subrangiformis* Seriba // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1956. Bd 69. N 5. S. 239—244.

SUMMARY

Development of scales of the primary thallus in *Cladonia coniocraea* from soredia on pine bark and some mosses was studied by SEM. Both general and particular features of the thallus development on different substrates were revealed. Contact with the substrate stimulates formation of attachment hyphae by soredia. Soredia developing on the mosses form «aerial» attachment hyphae (in addition to substrate attachment hyphae), resulted from oscillations of substrate. Primordium development in *C. coniocraea* begins after mergence of several soredia. A young scale forms a swell at the place of contact with the substrate; the swell is formed by a thick plexus of anastomosing hyphae. Development of rhizoidal structures and the process of primordium differentiation into innate layers (the cortical layer, photobiont area and medulla) pass in a parallel way. There are some differences in the character of attachment of young scales of the primary thallus to the pine bark and to the mosses.

УДК 581.143.02 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 5

© А. А. Криницына

ДЕТЕРМИНИРОВАННОЕ РАЗВИТИЕ *IN VITRO* АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ *ARABIDOPSIS THALIANA* (*BRASSICACEAE*)

A. A. KRINITSINA. DETERMINATE DEVELOPMENT OF THE APICAL MERISTEM COMPLEXES OF *ARABIDOPSIS THALIANA* (*BRASSICACEAE*) *IN VITRO*

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Биологический факультет, кафедра высших растений,
лаборатория биологии развития растений
Тел.: (095)939-40-83
E-mail: nastenkin@mailru.com
Поступила 17.10.2002

С использованием культуры изолированных разновозрастных меристем изучено детерминированное развитие апикальных меристем *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. При отделении меристем на II—IX этапах органогенеза материнского растения и культивировании их *in vitro* увеличивается продолжительность первичных органогенных процессов у вегетативных меристем (II этап) и происходит реверсия к вегетативному органогенезу меристем соцветия (III—IX этапы). На последующих этапах органогенеза поведение меристем становится достаточно стабильным как *in vivo*, так и в культуре. С переходом растения к XI этапу органогенная деятельность апекса блокируется вплоть до полной ее остановки.
Ключевые слова: культура апикальных меристем, этапы органогенеза, *Arabidopsis thaliana*.

В процессе развития растения и его органов наблюдается достаточно строгая пространственно-временна́я последовательность изменений, в которой можно выделить отдельные этапы (Куперман, 1955; Чайлахян, 1958; Сабинин, 1963; Полевой, Саламатова, 1991, и др.).

На некоторых из этих этапов, получивших название «критические точки», при определенных условиях становится возможным переключение развивающегося организма на альтернативные пути дифференцировки (Уоринг, Филлипс, 1984). До сих пор остается открытым вопрос, обратимы ли изменения, которые происходят в это время в организме растения? Другими словами, в какой период органогенеза и насколько возможна реверсия в процессе развития организма?

Одной из особенностей высших растений является недетерминированный рост. Органогенез растений не ограничивается только эмбриональным периодом, а протекает в течение всей жизни. Это становится возможным благодаря тому, что меристемы функционируют практически в течение всей жизни растения. При этом возникает сложная система побегов, где одни уже достигают зрелого состояния и переходят к старению, а другие еще только начинают формироваться (Эсау, 1980; Батыгин, 1986). В процессе органогенеза у растения постоянно изменяются свойства всего организма, а начинаются эти изменения в апикальной меристеме (Синнот, 1963; Куперман, 1977; Ростовцева, 1984). На ее дальнейший путь развития сильное влияние оказывает морфофизиологическое состояние уже имеющихся органов (Ефейкин, 1947а, 1948, 1957), так как переход к каждому последующему этапу предопределяется синтезом специфических морфогенов (Демкив, 1981).

Для того чтобы понять, какая программа развития заложена в самой меристеме, а какая «навязывается» уже имеющимися органами растения, необходимо изучить поведение изолированных апикальных комплексов. Поэтому культуры меристем *in vitro* стали хорошей моделью для изучения органогенеза растений. На сегодняшний день в культуру введены не только вегетативные меристемы, но и меристемы соцветий и отдельные флоральные меристемы более чем 25 видов различных растений (Smith, 1968; Smyth, 1968; Кара, Будаговская, 1991; Котов, 1991; Бутенко, 1999, и др.).

Одним из модельных объектов в области, связанной с изучением закономерностей развития растений, является *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Однако до настоящего времени подобных исследований в культуре апикальных комплексов этого растения

in vitro практически не проводилось, вероятно, из-за чрезвычайно их малых размеров. В лаборатории биологии развития растений МГУ была успешно разработана методика культивирования меристем резуховидки *in vitro* (Седова и др., 2002). Целью настоящей работы было выявление потенций развития меристем *A. thaliana in vitro* на разных этапах органогенеза. Ожидаемые результаты должны способствовать развитию наших представлений об особенностях развития растения в процессе онтогенеза.

Материал и методика

Растения *Arabidopsis thaliana* формы Columbia, которые использовали в качестве объекта, выращивали из семян в стерильных условиях в стеклянных стаканах объемом 200 дм³, закрытых прозрачной полиэтиленовой пленкой, на твердой среде Гамборга (B5) (Gamborg et al., 1968) без добавок. Семена стерилизовали 10 %-м раствором H_2O_2 в 70 %-м этиловом спирте.

В качестве источника света использовали люминесцентные лампы дневного света ЛД-40 с энергетическим потоком 10 Вт/м². При выращивании растений поддерживали стандартный фотопериод (16 ч — свет, 8 ч — темнота). На протяжении экспериментов температура колебалась в пределах 19 °С (ночь)—26 °С (день).

Из интактных растений, находящихся на разных этапах органогенеза, в стерильных условиях микрохирургическим путем получали изолированные апикальные меристемы (экспланты), которые высаживали на твердую питательную среду Гамборга (B5) с добавлением сахарозы (30 г/л) и кинетина (0.5 мг/л) в стеклянные чашки Петри. Экспланты представляли собой апикальную меристему главного побега с 2—3 листовыми или флоральными примордиями, в зависимости от этапа органогенеза интактного растения (периодизация дана по: Куперман, 1977). Экспланты по мере роста пересаживали на полную среду Гамборга (B5), содержащую сахарозу (30 г/л) без добавления гормонов. Описание полученных регенерантов проводили на 40-й день развития.

Для экспериментов брали интактные растения, которые находились: 1) на II этапе органогенеза (после формирования розетки из 4—5 листьев); 2) на III—VIII этапах (формируется осевая структура соцветия, закладываются боковые ветви соцветия, нижние цветки соцветия переходят к цветению); 3) на IX—X этапах (нижние цветки главного соцветия начинают плодоносить, апикальная меристема формирует 12—14 цветков); 4) на XI этапе органогенеза (после развития пазушных почек меристема формирует последний цветок, цветки боковых соцветий плодоносят, активно развиваются пазушные почки).

Результаты исследования

В результате наблюдений за культурой побеговых апикальных меристем *Arabidopsis thaliana in vitro* было установлено следующее.

1. Регенеранты, сформировавшиеся из эксплантов, находившихся на II этапе органогенеза (рис. 1, *а*), обычно формировали розетку из 4—10 листьев. Иногда в пазухе самого старого листа закладывалась пазушная меристема, которая без периода покоя начинала образовывать розетку листьев. На раневой поверхности зачастую развивалось каллусоподобное образование, в котором происходило формирование вегетативных почек (рис. 1, *б*). При дальнейшей регенерации из этих почек развивались розетки листьев и формировались оси соцветия. Основная меристема регенеранта либо продолжала формировать листья, либо переходила в префлоральное состояние. Соцветие состояло из 6—12 цветков (см. таблицу). В некоторых случаях оно начинало ветвиться. Развитие цветков доходило до стадии бутонов, зацветали регенеранты очень редко.

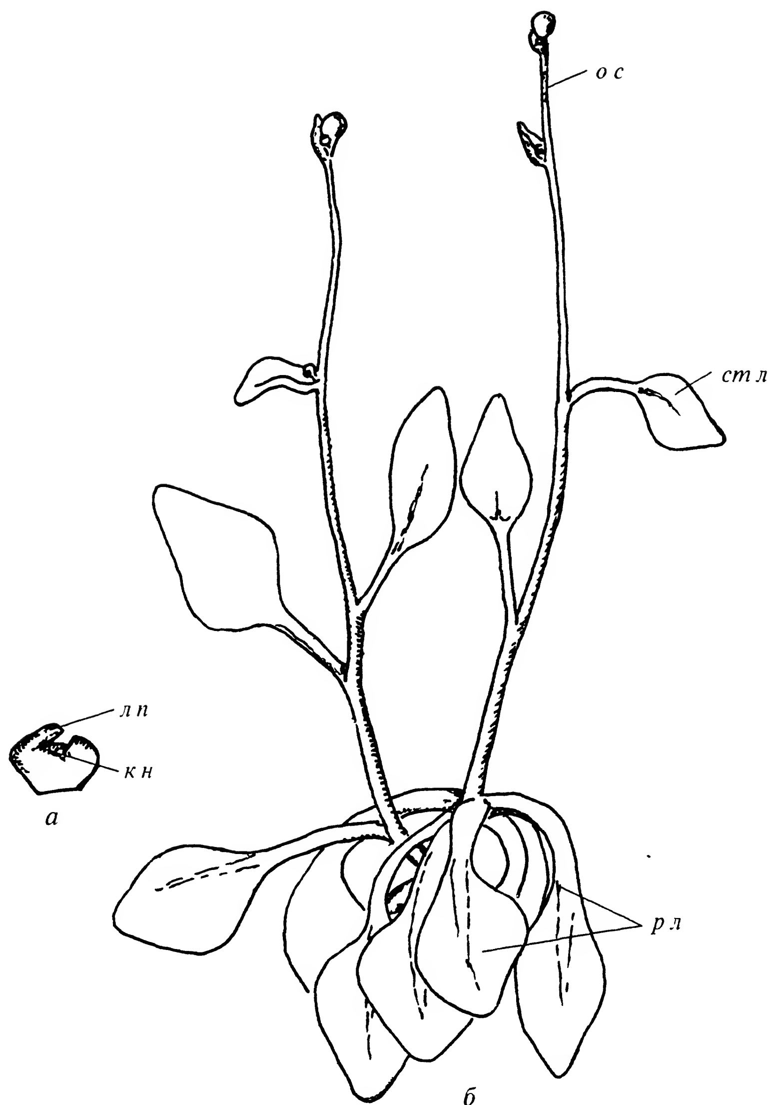


Рис. 1. Вегетативная апикальная меристема на II этапе органогенеза (*а*) и возникший регенерант (*б*).
к н — конус нарастания, *л п* — листовой примордий, *о с* — ось соцветия, *р л* — розетка листьев, *ст л* — стеблевой лист.

2. Регенеранты, сформировавшиеся из эксплантов, находившихся на III—IX этапах органогенеза (рис. 2, *а*), сначала продолжали формировать цветки (от 2 до 5 штук), а потом переходили к формированию розетки листьев. И только после этого происходил повторный репродуктивный органогенез (рис. 2, *б*). Формировались стеблевые листья и соцветие, состоящее из 4—9 цветков. В пазухах стеблевых листьев закладывались и развивались боковые оси соцветия (см. таблицу). Регенеранты нормально зацветали, но образования жизнеспособных семян не происходило.

3. Регенеранты, сформировавшиеся из эксплантов, находившихся на X—XI этапах (рис. 3, *а*), продолжали образовывать цветки, иногда в основании регенеранта формировался стеблевой лист, в пазухе которого появлялась боковая ось соцветия (рис. 3, *б*), но дальнейшего ее развития не происходило (см. таблицу). Регенеранты

Количество органов у регенерантов с растений на разных этапах органогенеза

Этап органогенеза интактного растения	Тип апикальной меристемы	Листья основной розетки	Листья стеблевой природы	Почки каллусной природы	Почки в пазухах листьев	Цветки на главной оси соцветия	Боковые побеги
II	Вегетативная	8.19 ± 0.65	1.22 ± 0.21	1.41 ± 0.28	1.22 ± 0.24	2.48 ± 0.5	0.85 ± 0.24
III—IX	Флоральная	2.25 ± 0.66	0.96 ± 0.25	Нет	0.46 ± 0.20	4.43 ± 0.56	0.43 ± 0.18
X—XI	Тот же	Единичные случаи	0.36 ± 0.16	»	Единичные случаи	1.36 ± 0.53	Единичные случаи
XII	Остаточная флоральная	Нет	Нет	»	Нет	Нет	Нет

Примечание. Развитие органов из сформировавшихся примордиев эксплanta не указано.

нормально зацветали, но плоды развивались только из нижних цветков, которые находились в непосредственном контакте с питательной средой.

4. Экспланты, взятые с растений, находившихся на XII этапе органогенеза (рис. 3, *в*), регенеранты не образовывали. Развивались только флоральные примордии, сама меристема погибала (см. таблицу).

Обсуждение результатов

Уже давно внимание исследователей приковано к процессам, которые происходят в растении при переходе его из вегетативного состояния к формированию генеративных органов. Но при выращивании растений *in vivo* у значительного числа видов однодольных и двудольных растений, например у *Impatiens* sp., *Anagallis* sp. (Battley, Lyndon, 1990), *Glycine max* (Washburn, 2000), *Arabidopsis thaliana* (Martinez-Zapater et al., 1995; Okamuro et al., 1996), наблюдался переход к предыдущим стадиям органогенеза при изменении некоторых экзогенных условий.

У *A. thaliana* такую реверсию удалось наблюдать у 0.4 % растений, находящихся на III—VIII этапах органогенеза (Okamuro et al., 1996). У растений, находившихся на II этапе, процесс вегетации затягивался (Martinez Zapater et al., 1995). Оба эти явления наблюдались при изменении фотопериода. В культуре меристем *in vitro*, которые находились на тех же этапах органогенеза, мы получили сходные данные для всех регенерировавших эксплантов.

Сравнительный анализ поведения апикальных меристем *in vivo* (литературные данные) и *in vitro* (наши данные) в ходе органогенеза *A. thaliana* показал, что неустойчивость развития, вероятно, детерминирована. Так, отделение меристем на II—VIII этапах органогенеза материнского растения и культивирование их *in vitro* приводят к максимальному ослаблению корреляций развития, пролонгированию первичных органогенных процессов у вегетативных меристем (II этап) и даже к возвращению к вегетативному органогенезу меристем соцветия (III—IX этапы), что можно объяснить прекращением действия стимулирующих факторов. На последующих этапах органогенеза поведение меристем становится достаточно стабильным как *in vivo*, так и в культуре. С переходом растения к XI этапу органогенная деятельность апекса блокируется вплоть до полной ее остановки. Использование культуры меристем в этот период лишь незначительно продлевает их органогенную функцию перед полным ее прекращением.

Таким образом, мы можем сказать, что у *Arabidopsis thaliana* неустойчивость развития проявляется только на III—IX этапах органогенеза, при этом наблюдается

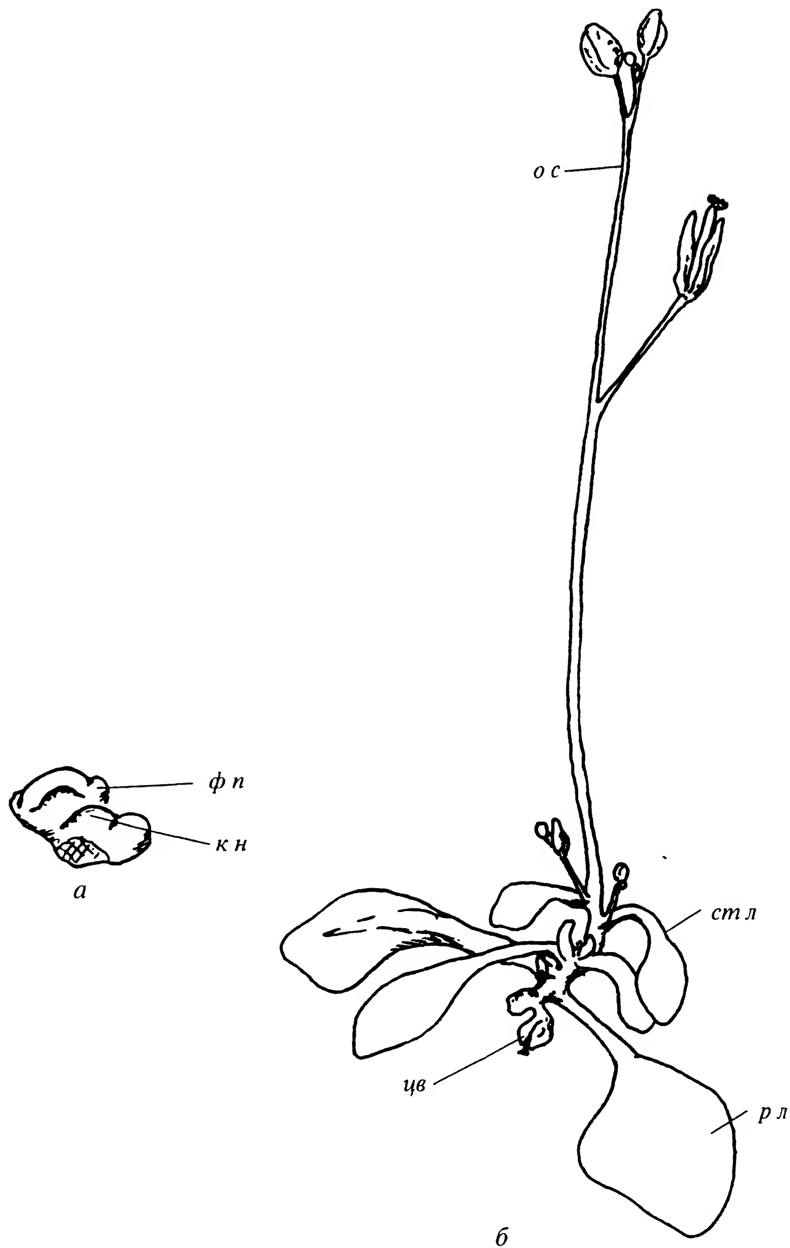


Рис. 2. Апикальная меристема соцветия на III—IX этапах органогенеза (*а*) и возникший регенерант (*б*)
ф п — флоральный примордий, *цв* — цветок. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

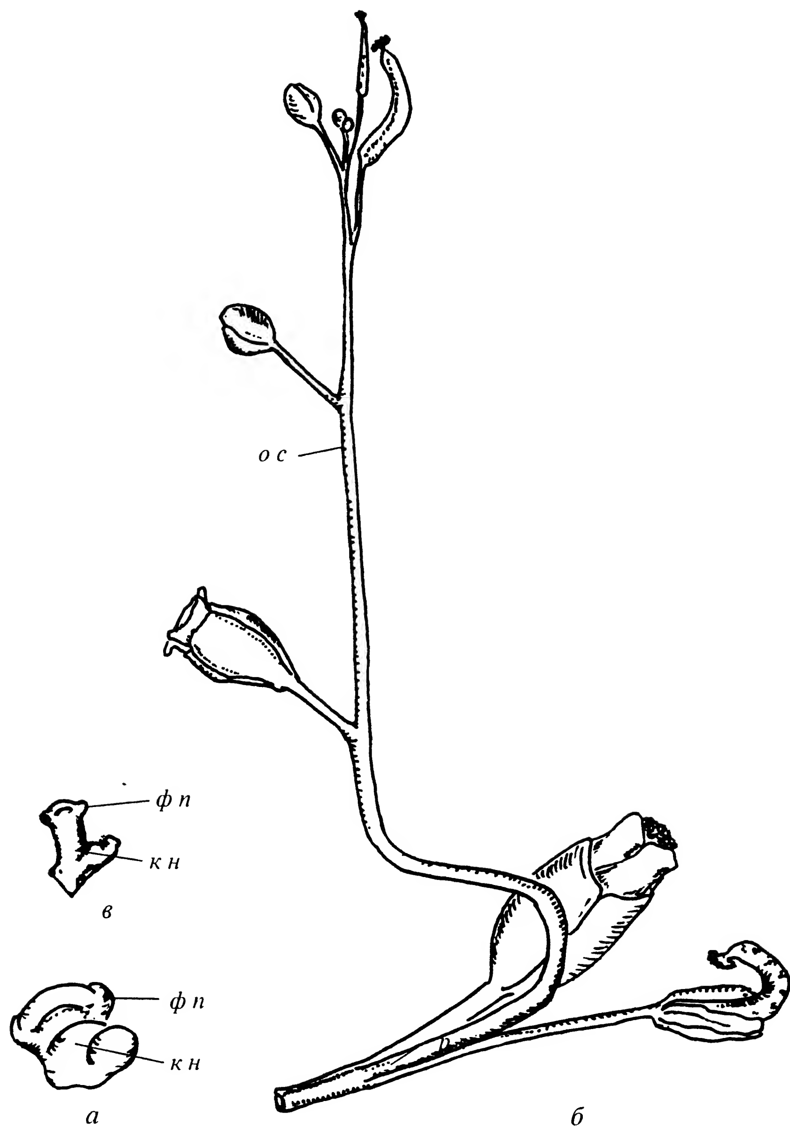


Рис. 3. Апикальная меристема соцветия на X—XI этапах органогенеза (*а*), возникший из нее регенерант (*б*) и та же меристема на XII этапе (*в*).

возврат к более ранней ступени развития (II этапу). После того как произошло образование плодов и снятие апикального доминирования, что наблюдается у резуховидки на X—XI этапах, реверсия развития апикальной меристемы невозможна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгин Н. Ф. Онтогенез высших растений. М., 1986. 100 с.

Бутенко Р. Г. Биология клетки высших растений *in vitro* и биотехнологии на их основе. М., 1999. 160 с.

Демкив О. Т. Общие аспекты морфогенеза и его специфика у растений различной сложности // Рост растений и дифференцировка. М., 1981. С. 206—225.

Ефейкин А. К. О зависимости развития боковых побегов от их расположения на главном стебле // ДАН СССР. 1947а. Т. 56. № 6. С. 651—654.

Ефейкин А. К. Развитие растений из превентивных и адвентивных почек, отделенных от материнского растения // ДАН СССР. 1947б. Т. 56. № 7. С. 761—763.

Ефейкин А. К. Меристема и ускорение плодоношения сеянцев путем прививки их на плодоносящее растение // ДАН СССР. 1948. Т. 59. № 1. С. 171—174.

Ефейкин А. К. О роли меристемы в онтогенезе // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 3. С. 337—362.

Кара А. Н., Будаговская Н. В. Действие гормонов на образование и рост зачатков листьев в культуре апексов гороха // Онтогенез. 1991. Т. 22. № 3. С. 325—330.

Котов А. А. Рост *in vitro* апексов вегетативных побегов *Pisum sativum* // Онтогенез. 1991. Т. 22. № 3. С. 316—321.

Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. М., 1977. 288 с.

Куперман Ф. М., Дворянкин Ф. А., Ростовцева З. П., Ржанова Е. И. Этапы формирования органов плодоношения злаков. М., 1955. 319 с.

Полевой В. В., Саламатова Т. С. Физиология роста и развития растений. Л., 1991. 239 с.

Ростовцева З. П. Рост и дифференциация органов растения. М., 1984. 153 с.

Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М., 1963.

Седова Е. А., Сперанская А. С., Скрипников А. Ю. Регенерация *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. из апикальных меристемных комплексов *in vitro* // Вестн. Московск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2002. № 1. С. 33—36.

Синнот Э. Морфогенез растений. М., 1963. 603 с.

Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М., 1984. 512 с.

Чайлахян М. Х. Основные закономерности онтогенеза высших растений. М., 1958. 78 с.

Эсау К. Анатомия семенных растений. М., 1980. 560 с.

Battley N. H., Lyndon R. F. Reversion of flowering // Bot. Rev. 1990. Vol. 56. P. 162—189.

Gamborg O. L., Miller R. A., Ojima K. Nutrient requirements of suspension cultures of soybean root // Exp. Cell Res., 1968. Vol. 50. P. 151—155.

Martinez-Zapater J. M., Jarillo J. A., Cruz Alvarez M. et al. *Arabidopsis* late-flowering *fve* mutants are affected in both vegetative and reproductive development // Plant J. 1995. Vol. 7. P. 543—551.

Okamuro J. K., den Boer B. G. W., Lotys-Prass C. et al. Flowers into shoots: photo and hormonal control of a meristem identity switch in *Arabidopsis* // Devel. Biol. 1996. Vol. 93. P. 13 831—13 836.

Smith D. L. The growth of shoot apices and infloresсenses of *Carex flacca* Shreb in aseptic culture // Ann. Bot. 1968. Vol. 32. N 126. P. 366—370.

Smyth C. W. The effect of growth substances on growth of existed embryo shoot apices of wheat *in vitro* // Ann. Bot. 1968. Vol. 32. N 127. P. 539—600.

Washburn C. F., Thomas J. F. Reversion of flowering in *Glycine max* (*Fabaceae*) // Am. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 10. P. 1425—1438.

SUMMARY

The culture of isolated different-aged was used for a study of the determinate development of apical meristems meristems of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. If the meristems are separated at II—IX stages of organogenesis of the maternal plant and cultivated *in vitro*, the duration of primary organogenic processes in vegetative meristems increases (II stage), and the reversion to the vegetative organogenesis of inflorescence meristems takes place (III—IX stages). At the next stages of the development, the meristem behaviour becomes quite stable both *in vivo* and *in vitro*. With going to XI stage, the organogenic activity of the apex is blocked up to full stop.

УДК 576.316.7 : 582.893(571.6) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 5

© М. А. Плиско

СТРОЕНИЕ ПЛОДОВ И СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *VERBENACEAE*

M. A. PLISKO. FRUIT AND SEED STRUCTURE OF SOME *VERBENACEAE* MEMBERS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 03.06.2002

Приведены результаты анатомо-морфологического исследования плодов и семян 4 видов из 3 родов сем. *Verbenaceae* Jaume St.-Hil. Выявлено разнообразие строения перикарпия эремов сочных и мясистых костянковидных плодов (пиренариев) и орешковидных плодов (схизокарпиев). Морфологическое строение семян довольно сходное. Семенная кожура однотипная, тонкая, 1—2-слойная (видимо, экзо-мезотестальная).

Ключевые слова: плод, перикарпий (экзо-, мезо-, эндо-), семя, теста (экзо-, мезо-), эндосперм, *Citharexylum*, *Lantana*, *Verbena*, *Verbenaceae*.

Сем. *Verbenaceae*, входящее в пор. *Lamiales*, распространено, главным образом, в тропических и субтропических странах с немногими представителями в умеренных областях; семейство представлено 31 родом и 4 трибами — *Citharexyleae*, *Petreae*, *Verbeneae*, *Lantaneae* (Takhtajan, 1997). Исследования морфологии зрелых плодов и анатомо-морфологического строения гинецея и завязи (Briquet, 1897; Pearson, 1901; Junell, 1934; Dop, 1935—1936; Maheshwari, 1954; Brouwer, Stählin, 1955; Moldenke, 1973; Цвелёв, 1981; Jansen-Jacobs, 1988; Verdcourt, 1992; Меликян, Девятов, 2001) показали, что плоды формируются на основе ценокарпного гинецея, состоящего обычно из 2, редко 4 (*Duranta* L.) плодолистиков. Завязь верхняя, сидячая, с числом гнезд, равным числу плодолистиков или вдвое бóльшим за счет образования ложной перегородки, так что двуплодолистиковый гинецей становится вторично 4-гнездным; в каждом гнезде завязи обычно развивается по 1 семязачатку, который закладывается на осевой плаценте в базальной, средней или апикальной частях гнезда; не все семязачатки преобразуются в семена. Плоды многосемянные, дробные ценобии, определяемые как в разной степени мясистые, сочные и сухие костянковидные пиренарии и орешковидные сухие схизокарпии, после созревания распадающиеся по комиссуральным швам на 2 или 4 одногнездных, односемянных плодика, эрема или полумерикарпия. Обычно при плодах остается сухая, у одних видов жесткая, у других достаточно нежная чашечка. Эмбриологические исследования видов *Verbena*, *Stachytarpheta*, *Lantana*, *Lippia* (Junell, 1934), *Stachytarpheta indica*, *Duranta plumieri* (Misra, 1939; Thathachar, 1940), *Lippia nodiflora* (Misra, 1939; Pal, 1951; Maheshwari, 1954), *Lantana camara* (Misra, 1939; Padmanabhan, 1959), *Lantana indica* (Thathachar, 1940) показали, что семязачатки анатропные, однопокровные, с массивным интегументом; его внутренняя эпидерма часто дифференцируется в интегументальный тапетум. Семязачатки тенуинуцеллятные; однослойный нуцеллус разрушается рано — исчезает уже ко времени формирования зрелого зародышевого мешка; микропиле прямое, длинное; проводящий пучок заканчивается в халазе. Эндосперм образует терминальные гаустории. Микропилярный гаусторий развивается у *Verbena canadensis* и *Duranta plumieri* в одноклеточную 2-ядерную структуру, одноклеточную 4-ядерную у *Lantana indica*, из 4 у *Lantana camara, Stachytarpheta dichotoma* и *S.indica,* многих одноядерных клеток у *Lippia nodiflora*. Халазальный гаусторий также разнообразный по строению у разных видов: одноклеточный 2-ядерный — *Verbena canadensis*, *V. angustifolia*, *Lantana trifida*; одноклеточный 4-ядерный — *Lippia nodiflora*, *Stachytarpheta indica*, *Duranta plumieri*, *Verbena hispida*; из 4 одноядерных клеток — *Lantana camara*. Микропилярный гаусторий дегенерирует рано, еще до деления зиготы или в начале роста зародыша; халазальный гаусторий функционирует более продолжительное время — до глобулярно-торпедовидной стадии зародыша. В зрелом

семени эндосперм отсутствует или он немногослойный. Так, 2-слойный эндосперм описан для *Lippia nodiflora*; у этого вида также исследовано развитие семенной кожуры — в зрелом семени она описывается как 2-слойная, мезотестальная, образованная гидроцитами (Maheshwari, 1954).

Хотя исследования, касающиеся морфологии плодов и развития семязачатков у представителей данного семейства довольно значительны, строение семени и особенно семенной кожуры изучено недостаточно.

Цель исследования — анатомо-морфологическое изучение плодов и семян у 4 видов сем. *Verbenaceae*.

Материал и методика

Семена получены из Ботанического музея Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург).

Исследованы гербарные образцы зрелых плодов и семян 4 видов из 3 родов, относящихся к 3 трибам (*Citharexyleae*, *Lantaneae* и *Verbeneae*): *Citharexylum* L. — *C. quadrangulare* Jacq.; *Lantana* L. — *L. aculeata* L.; *Verbena* L. — *V. bracteosa* Michx., *V. caroliniana* Willd.

Исследование проводили по общепринятой для световой микроскопии методике с помощью микроскопов Cytaval и Amplival.

Результаты исследований и обсуждение

Плоды *Citharexylum quadrangulare* и *Lantana aculeata* — дробные ценобии костянковидного типа (пиренарии), сочные у первого вида и мясистые у второго, распадающиеся после созревания на 2 эрема — 2-эремные плоды.

Эремы *Citharexylum quadrangulare* (рис. 1, *1—5*) мелкие, 3.5 мм в дл. и 2.0 мм в шир., удлиненной, овальной формы, бугристые на адаксиальной стороне и гладкие — на абаксиальной, матовые, от светло-бежевого до темно-коричневого цвета; каждый эрем окружен фрагментом чашечки. Экзокарпий — однослойный, образован плоскими с танинами клетками, покрытыми хорошо заметной кутикулой. Мезокарпий в сухом, гербарном материале выглядит как губчатая, пористая структура; составляющие его клетки крупные, с мелкосетчатыми вторичными утолщениями клеточных стенок, причем сами стенки значительно тоньше, чем образованные ими выросты (рис. 1, *6*, *7*). Пирена определяет форму и бугристость поверхности эрема; она представлена склеренхимными клетками овальной формы, с толстыми, пронизанными порами стенками; просвет клеток незначительный, и в нем выявляются танины (рис. 1, *6*, *8*).

Семена мелкие, 2.0—2.2 мм в дл. и 0.9—1.0 мм в шир., в плане билатерально-симметричные, медианно уплощенные; они овальной формы, с округлой апикальной частью, с адаксиальной стороны слегка выпуклые, бугристые, с абаксиальной — вогнутые, гладкие, светло-коричневого цвета; рубчик хорошо выражен, округлый (рис. 1, *9*, *10*). Семенная кожура — тестальная, является производной единственного интегумента, от которого остается 2 слоя клеток (рис. 1, *11*, *12*). Первый слой (вероятно, экзотеста) образован гидроцитами — плоскими клетками полигональной формы с вторичными ретикулярными утолщениями клеточных стенок (с поверхности утолщения выглядят крупносетчатыми) и прозрачной полостью; второй слой (видимо, мезотеста) представлен плоскими, тонкостенными полигональной формы клетками, заполненными танинами в виде крупных пигментированных агрегатов из мелких глобул (рис. 1, *11*, *12*).

Эремы *Lantana aculeata*, другого 2-эремного плода костянковидного типа, среднего размера, 6.0 мм в дл. и 3.0 мм в шир., овальной формы, с крупно-бугристой глянцевой поверхностью черного цвета (рис. 2, *1*). В перикарпии в отличие от

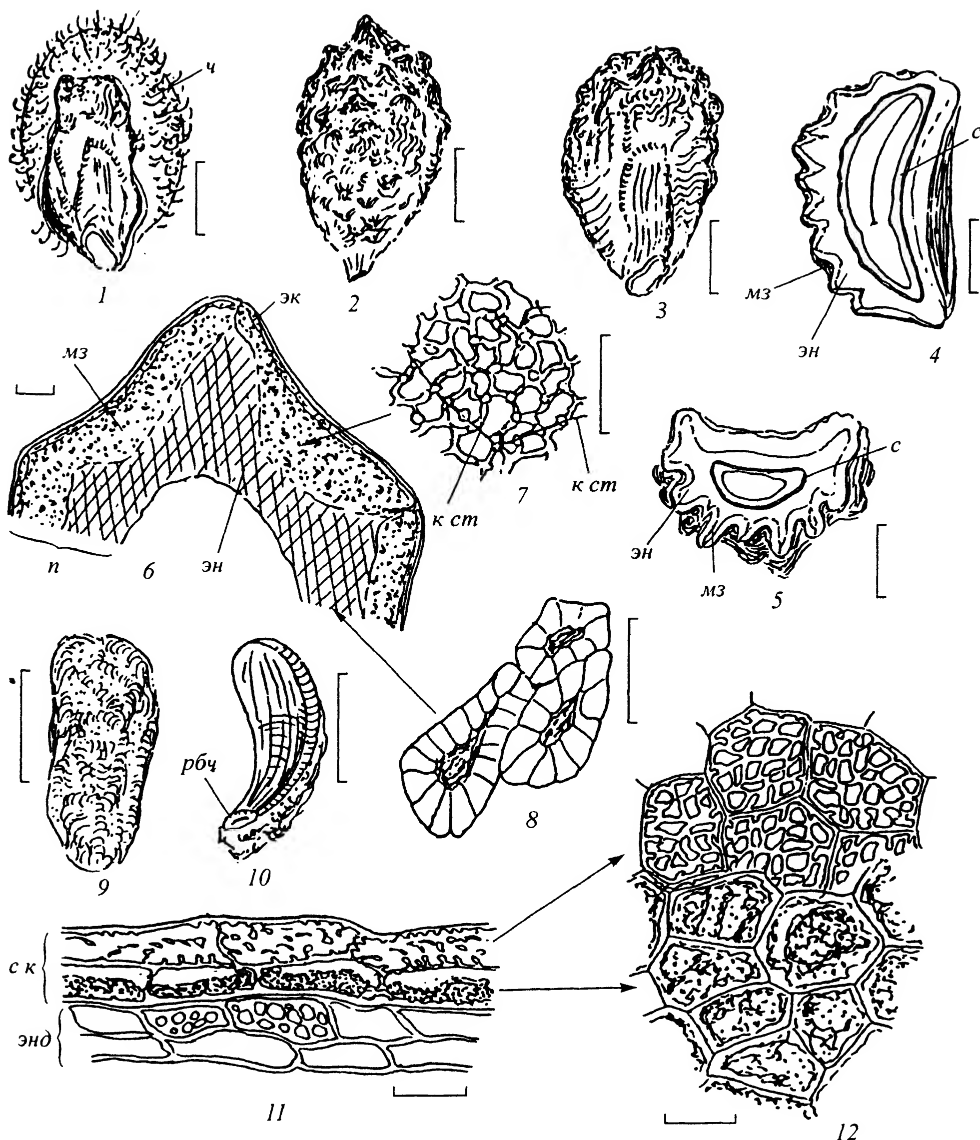


Рис. 1. Строение плода и семени у *Citharexylum quadrangulare*.

Внешний вид эрема, окруженного фрагментом чашечки (*1*); эремы без чашечки с адаксиальной (*2*) и абаксиальной (*3*) сторон; продольный (*4*) и поперечный на уровне гипокотиля (*5*) разрезы эремов; фрагмент поперечного среза перикарпия эрема (*6*); фрагмент клетки мезокарпия (*7*); клетки эндокарпия (*8*); внешний вид семени с адаксиальной (*9*) и абаксиальной (*10*) сторон; фрагмент поперечного среза семенной кожуры и эндосперма (*11*); клетки семенной кожуры с поверхности (*12*). *к* — кутикула, *к ст* — клеточная стенка, *мз* — мезокарпий, *п* — перикарпий, *рбч* — рубчик, *с* — семя, *с к* — семенная кожура, *ч* — чашечка. *эк* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий, *энд* — эндосперм. Масштабная линейка: *1—5, 9, 10* — 0.1 см; *6—8, 11, 12* — 0.02 мм.

Citharexylum quadrangulare лучше выражен экзокарпий — он 2-слойный, состоит из мелких клеток; клетки тонкостенные, за исключением наружной периклинальной стенки — она сильно утолщена и покрыта тонкой кутикулой; полость клеток содержит танины в виде крупных монолитных образований (рис. 2, *2—4*). Мезокарпий также представлен тонкостенными, танинсодержащими клетками (4—5 слоев), которые сильно смяты и не всегда выглядят интактными (рис. 2, *2—4*). Склеренхимные клетки, образующие эндокарпий (пирену), так же как и у *C. quadrangulare*,

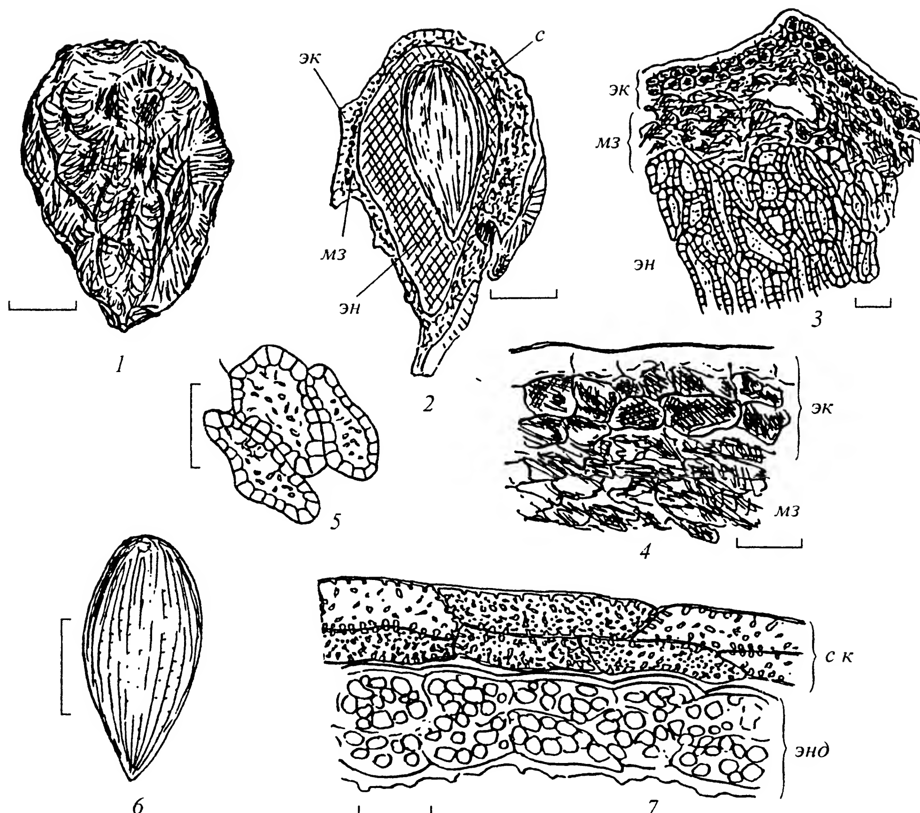


Рис. 2. Строение плода и семени у *Lantana aculeata*.

Внешний вид эрема с адаксиальной стороны (*1*); его строение на продольном разрезе (*2*); фрагмент перикарпия на поперечном срезе (*3*), фрагмент экзо- и мезокарпия (*4*) и клетки эндокарпия (*5*) при большем увеличении; внешний вид семени (*6*); фрагмент поперечного среза семенной кожуры и эндосперма (*7*). Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1, 2, 6* — 0.1 см; *3—5, 7* — 0.02 мм.

овальной формы, но их стенки тоньше; в клеточных полостях танины не накапливаются, а выявляются мелкие, нежные, едва заметные включения (рис. 2, *2*, *3*, *5*).

Семена *L. aculeata* мелкие, 2.3—2.5 мм в дл. и 1.0—1.5 мм в шир., билатерально симметричные, слегка медианно уплощенные, овальной формы, с округлой апикальной и вытянутой базальной частями, поверхность гладкая, светло-коричневого цвета; рубчик еле заметный (рис. 2, *6*). Семенная кожура 2-слойная, видимо, экзо-мезотестальная. Оба слоя представлены плоскими (с поверхности полигональной формы) гидроцитами, с мелкосетчатыми, тонкими, извилистыми вторичными утолщениями клеточных стенок, которые выглядят одинаково и на срезе, и с поверхности; бóльшая часть клеток обоих слоев заполнена танинами в виде мелких пигментированных, не собранных в агрегаты глобул (рис. 2, *7*).

Орешковидные схизокарпии обоих видов *Verbena* мелкие, 2.0—2.2 мм в дл. и 0.8—1.0 мм в шир., удлиненной формы, 4-дольчатые, целиком заключены в чашечку (рис. 3, *1*, *2*, *5*). После созревания распадаются на 4 эрема (4-эремные плоды). Размеры эремов колеблются незначительно и составляют у обоих видов *Verbena* 2.0—2.2 мм в дл. и 0.25—0.5 мм в шир. Эремы удлиненной, цилиндрической формы, закругленные на концах; с адаксиальной стороны они выпуклые, крупноячеисто-ребристые, глянцевые, темно-коричневого цвета, с абаксиальной — с продольным, плавным килем и покрыты беловатыми сосочками (рис. 3, *3*, *4*, *6*—*9*). Перикарпий

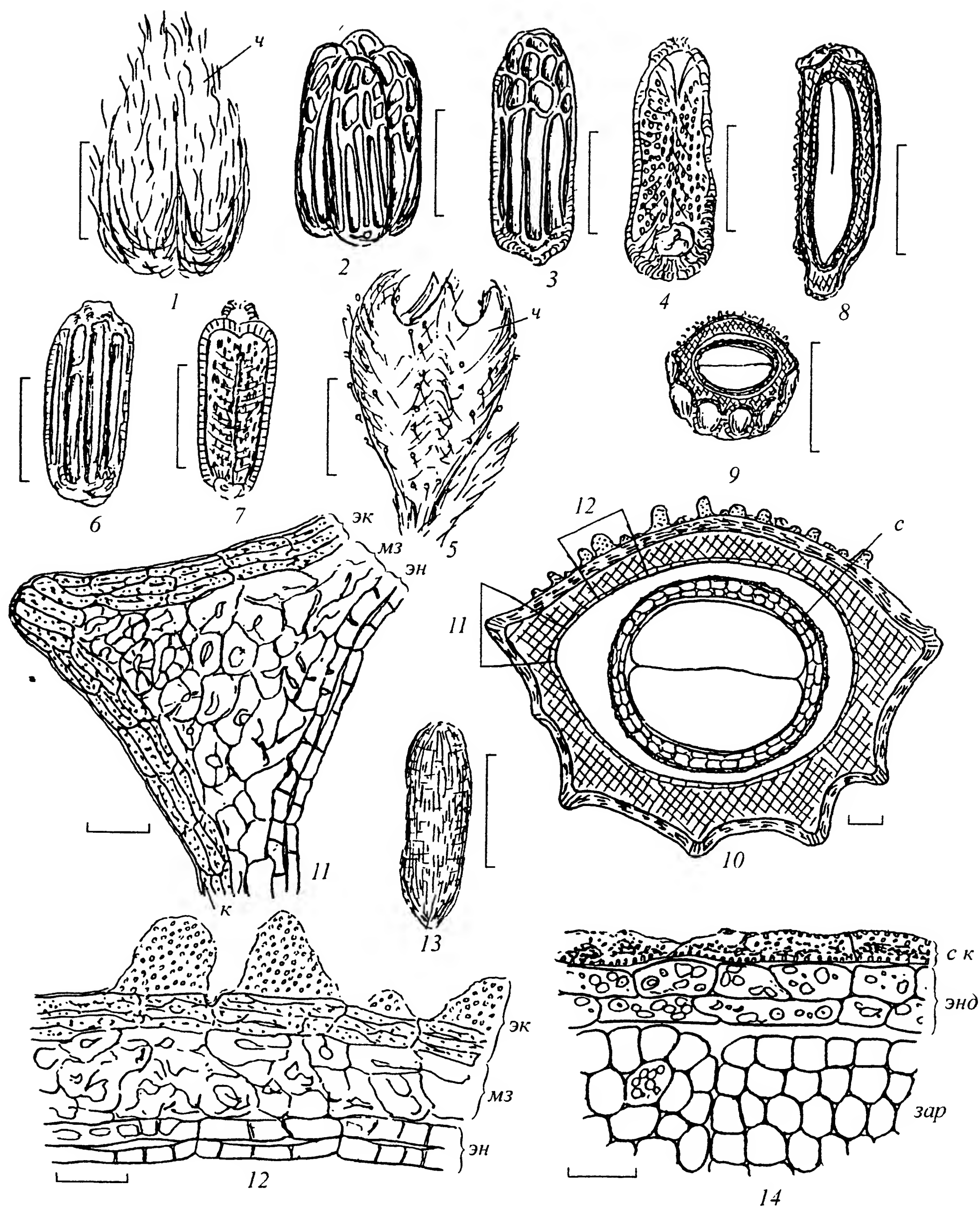


Рис. 3. Строение плода и семени у видов *Verbena* (*1—4* — *V. bracteosa*, *5—14* — *V. caroliniana*).

Плод, окруженный чашечкой (*1*), и без чашечки (*2*); внешний вид эрема с адаксиальной (*3*) и абаксиальной (*4*) сторон; плод, окруженный чашечкой (*5*); общий вид эрема с адаксиальной (*6*) и абаксиальной (*7*) сторон; продольный (*8*) и поперечный, в апикальной части эрема (*9*) разрезы; поперечный срез эрема (*10*), фрагменты эрема — ребро (*11*) и перикарпий с абаксиальной стороны (*12*) при большем увеличении; внешний вид семени (*13*); фрагмент поперечного среза семенной кожуры, эндосперма и зародыша (*14*). *зар* — зародыш. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1—9, 13* — 0.1 см; *10—12, 14* — 0.02 мм.

построен однотипно у обоих исследованных видов вербен, он довольно тонкий и образован, например у *Verbena caroliniana* (рис. 3, *10—12*), 3-слойным, пропитанным танинами экзокарпием; на адаксиальной стороне он несет хорошо выраженную кутикулу, а на абаксиальной — покрыт одноклеточными папиллами; они нежные, достаточно прозрачные, пористые. Мезокарпий — склеренхимный, образован 2—4

слоями клеток; клетки не всегда выглядят интактными (в ребрах их число увеличивается, границы клеток становятся более четкими); эндокарпий — однослойный, также склеренхимный, но клетки уплощенной, таблитчатой формы.

Семена мелкие (1.5 мм в дл. и 0.3 мм в шир. у *Verbena caroliniana*), в плане билатерально симметричные, палочковидной, цилиндрической формы, матовые, темно-желтого цвета; рубчик едва заметный (рис. 3, *13*). Семенная кожура однослойная, видимо, экзотестальная, представлена плоскими гидроцитами с мелкосетчатыми, тонкими ретикулярными вторичными утолщениями клеточных стенок; в полостях клеток накапливаются танины в виде агрегатов из мелких глобул (рис. 3, *14*).

В зрелых семенах всех 4 исследованных видов сохраняется эндосперм; в средней части семени он представлен 2 слоями клеток, в базальной и апикальной частях число слоев может увеличиваться (рис. 3, *8—10*). Эндоспермальные клетки обычно таблитчатой, уплощенной формы; их стенки равномерно утолщены (*Citharexylum quadrangulare*) или тонкие (*Verbena caroliniana*), или тонкие и не всегда интактные, за исключением утолщенных наружных периклинальных стенок (*Lantana aculeata*); кутикула едва заметная; запасными веществами являются капли масла и аморфные белковые тельца (рис. 1, *11*; 2, *7*; 3, *14*).

Зародыш прямой (*Verbena caroliniana* — рис. 3, *8*) или слегка искривленный (*Citharexylum quadrangulare* — рис. 1, *4*), дифференцированный, с утолщенными, довольно мясистыми семядолями; корешок заостренный, направлен в сторону микропиле; почечка слабо выражена. Запасные вещества представлены маслами и белком (рис. 3, *14*).

Анатомическое исследование перикарпия костянковидных плодов (пиренариев) выявило особенности строения экзокарпия и мезокарпия сочных (*Citharexylum quadrangulare*) и мясистых (*Lantana aculeata*) эремов; склеренхима эндокарпия, образующая пирену у обоих родов, довольно однообразная. Интересное строение обнаруживает экзокарпий с папиллами на абаксиальной стороне орешковидных эремов у видов вербен. Их губчатый, пористый характер позволяет предположить участие в водообменных процессах во время прорастания. Семена у всех трех исследованных родов мелкие, различаются формой, скульптурой поверхности, строением рубчика. Поскольку защитную функцию берет на себя перикарпий, покров семени тонкий, однотипный и представлен обычно гидроцитами; прочность семенной кожуре придают танины. Предположительный характер идентификации интегументальных производных семенной кожуры объясняется отсутствием возможности исследовать семена в развитии.

Заключение

Перикарпий эремов у 3 исследованных родов из 3 триб сем. *Verbenaceae* различается по строению. У *Citharexylum quadrangulare* сочный характер костянковидных эремов определяют нежносетчатые гидроциты мезокарпия; мясистость эремам *Lantana aculeata* придает как экзокарпий, так и мезокарпий. Эндокарпий, образующий пирены у этих 2 родов, различается толщиной клеточных стенок и содержимым клеточных полостей. Перикарпий эремов орешковидных плодов у двух исследованных видов *Verbena* значительно тоньше, чем у костянковидных плодов (*Citharexylum quadrangulare* и *Lantana aculeata*). Экзокарпий вербен различается на адаксиальной и абаксиальной сторонах эрема — на последней стороне несет пористые, губчатые папиллы. В отличие от плодов структура семени у исследованных видов сходна, семенная кожура однотипная, тонкая (1—2-слойная), видимо, экзо-, мезотестальная. В семенах сохраняется не менее 2 слоев эндосперма. Зародыш дифференцированный.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Меликян А. П., Девятов А. Г. Основные карпологические термины. М., 2001. 47 с.

Цвелев Н. Н. Семейство вербеновые (*Verbenaceae*) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5 (2). С. 400—404.

Briquet J. Verbenaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. T. 4. Abt. 3a. S. 132—182.

Brouwer W., Stählin A. Handbuch der Samenkunde für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwirtschaft. Frankfurt-am-Main, 1955. 655 S.

Dop P. Verbenaceae // Lecomt H. Flora general de l'Indo-Chine. Paris, 1935—1936. T. 4. P. 774—915.

Jansen-Jacobs M. J. Verbenaceae // Görts-van Rijn A. R. A. Flora of Guianas. Koenigstein, 1988. Ser. A. T. 148. 116 p.

Junell S. Zur Gynäceummorphologie und Systematik der Verbenaceen und Labiaten, nebst Bemerkungen über ihre Samenentwicklung. Symb. Bot. Upsal. 1934. 219 S.

Maheshwari J. K. Floral morphology and embryology of *Lippia nodiflora* Rich. // Phytomorphology. 1954. Vol. 4. N 1—2. P. 217—230.

Melchior H. A. A. Engler' s Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1964. Bd 2. 666 S.

Misra K. C. A contribution to the embryology of the *Verbenaceae* // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1939. Vol. 9. N 1. P. 49—56.

Moldenke H. N. Verbenaceae and *Avicenniaceae* // Woodson R. E. et al. Flora of Panama. Pt. 9. Fam. 168. Ann. Missouri Bot. Gard. 1973. Vol. 60. N 1. P. 41—148.

Padmanabhan D. The development of endosperm in *Lantana camara* L. // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1959. Vol. 49. N 6. P. 420—427.

Pal N. P. Studies in the embryology of some *Verbenaceae* // J. Indian Bot. Soc. 1951. Vol. 30. N 1—4. P. 59—74.

Pearson H. H. W. Verbenaceae // Flora Capensis. Ashford. Kent: L. Reeve. 1901. Vol. 5. Sect. 1. P. 180—226.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Thathachar T. Development of embryo sac and formation of haustoria in *Lantana indica* Roxb. and *Stachytarpheta indica* Vahl. // J. Indian Bot. Soc. 1940. Vol. 19. N 1. P. 45—52.

Verdcourt B. Verbenaceae // Flora of tropical East Africa. Rotterdam, 1992. 156 p.

SUMMARY

The anatomy and morphology of fruits and seeds of 4 species of *Verbenaceae* were studied. The diversity has been revealed of the pericarp structure of fruitlets (erems) of juicy and fleshy drupaceus fruits (pyrenaria) and nutlet-like fruits (schizocarps). The seeds have quite similar morphological structure. Seed-coat is monotonous, thin (one—two layers), probably exo-, mesotestal.

УДК 581 : 582.594.2 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 5

© Е. В. Андронова

ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН *DACTYLORHIZA MACULATA* s. l. (*ORCHIDACEAE*) *IN SITU*

E. V. ANDRONOVA. *IN SITU* SEED GERMINATION OF *DACTYLORHIZA MACULATA* s. l. (*ORCHIDACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12,
E-mail: Batygina@TB1390.spb.edu

Поступила 31.05.2002

Обсуждаются результаты изучения прорастания семян *Dactylorhiza maculata* s. l. *in situ*. Посев семян в почву провели в августе 1998 г., процент прорастания определяли в период с мая по сентябрь 1999 г. Обнаружены щуплые семена (44.7 %), семена нормального размера без зародыша (43.7 %) и семена нормального размера с зародышем (11.6 %). Среднее значение числа проросших семян *in situ* составило 6 % в расчете на все количество семян нормального размера и 39 % в расчете только на количество семян

с зародышем. Такое его низкое значение может быть связано с наличием в выборке значительного количества семян без зародыша. Эксперимент проводился в период необычайно засушливого лета 1999 г. Чрезмерное пересыхание почвы, а также, возможно, неправильно выбранные место посева и глубина заделки семян способствовали почти полной гибели семенного потомства данного растения. Доля семян с зародышем и протокормов в сентябрьских пробах составила всего 3—5 %, по сравнению с 16—45 % в пробах, взятых в мае—июне.

Ключевые слова: семена, прорастание *in situ*, орхидные, *Dactylorhiza maculata*.

Большое количество мелких семян формируется в плодах орхидных, а затем попадает в почву. Однако до сих пор наши сведения об их дальнейшей судьбе очень ограничены. В последние годы активизировались работы по посевам семян орхидных в природные условия (Rasmussen, Whigham, 1993, 1998; van der Kinderen, 1995, a, b; Zelmer et al., 1996; Zelmer, Currah, 1997). Для некоторых северных видов орхидных это позволило определить период покоя семян, рассчитать процент их прорастания через разные промежутки времени и установить некоторые абиотические и биотические факторы, определяющие его, выявить сезонные особенности прорастания и роста проростков, механизм заражения их микоризным грибом, рассчитать гибель семян и протокормов. В настоящей статье обсуждаются результаты изучения прорастания *in situ* семян *Dactylorhiza maculata* s. l.

Материал и методика

В качестве объекта исследования послужили растения *Dactylorhiza maculata* s. l., произрастающие на экспериментальной площадке в Киришском р-не Ленинградской обл. Цветение растений наблюдалось в июне 1998 г. Первые цветки (нижние) открылись 7 июня. Опыление производили вручную с 15 по 22 июня. Цветки увяли к 4 июля. Плоды завязались лишь у одного растения, но процент завязавшихся плодов составил 100 %. Первые плоды начали вскрываться 23 августа по трем щелям, при этом стенки плодов оставались сочными. К этому времени семена коробочек всех ярусов соцветия (от нижнего до верхнего, вскрывшиеся и нет) приобрели коричневый цвет, что свидетельствовало об их созревании. Поэтому они были собраны одновременно. 48 плодов с семенами были разложены в 16 капроновых мешочков. 5 мешочков содержали по 2 наиболее крупных плода нижнего или среднего ярусов; 6 мешочков — по 3 средних плода и 5 мешочков — по 4 мелких и средних плода. В конце августа 14 мешочков с семенами были прикопаны в радиусе 10 см от материнского растения, а оставшиеся 2 мешочка с семенами (в одном 2 плода, в другом 4 плода) были зафиксированы в FAA (формалин 40 % : ледяная уксусная кислота : спирт 70 % в соотношении 7 : 7 : 100).

Весной следующего года (6 V 1999) семена из 2 мешочков (в одном семена из двух плодов, в другом — из 3—4 плодов) были извлечены из земли и зафиксированы. В конце июня (24.06) все мешочки были извлечены из земли для изучения их содержимого под лупой. Семена из 3—4 плодов были зафиксированы. Все остальные были снова прикопаны недалеко от материнского растения. В начале сентября (7.09) семена из 3—4 плодов были извлечены из земли и зафиксированы.

Фиксированный материал отмывался 70 %-м спиртом и обрабатывался специальным образом для изучения под микроскопом по методу просветленных препаратов. Исследование препаратов с семенами проводилось под микроскопом Axioscope-2 (фирмы Zeiss), оснащенным оптикой для дифференционно-интерференционного контраста (DIC).

Результаты исследования

1. Анализ семян перед посевом (контроль). Данные по количественному учету семян в двух пробах представлены в табл. 1. Проба 1 представляет собой выборку семян из двух крупных плодов, а проба 2 — из 3—4 средних или мелких плодов. В

ТАБЛИЦА 1

Количество семян различных групп в контрольных к посеву выборках, шт.

№ пробы	Общее количество семян	Щуплые семена	Семена нормальных размеров		
			без зародыша	с зародышем	
				мелким	средним и крупным
1	1027	325	498	112	92
2	478	242	190	33	13

обеих пробах были обнаружены щуплые семена (табл. I, *1*), семена нормального размера без зародыша (табл. I, *2*, *3*) и семена нормального размера, содержащие зародыш различного размера (табл. I, *4—5*): мелкий (табл. I, *7 8*), средний, крупный (табл. I, *9*, *10*).

2. Анализ семян, извлеченных из почвы. В мае были отобраны для фиксации две пробы — одна содержала семена из двух крупных, другая из 4 мелких плодов. В июне и сентябре пробы для фиксации содержали семена из 4 мелких плодов. Данные по количественному учету проросших и непроросших семян представлены в табл. 2. Во всех пробах в различных соотношениях были обнаружены щуплые семена, семена нормального размера без зародыша, непроросшие семена с зародышем различного размера (мелкий, средний, крупный), семена с набухшим зародышем, протокормы на ранней стадии развития. Часть семян и протокормов, вероятно, погибли, о чем свидетельствует их бурая окраска. Из табл. 2 видно, что доля семян с зародышем и протокормов очень низкая в двух сентябрьских пробах. Это может быть связано, во-первых, с низким содержанием семян с зародышем в мелких плодах, а во-вторых, с разрушением зародышей и протокормов в летний период их инкубации в почве.

3. Анализ потенциальной способности семян к прорастанию. Отсутствие зародыша в семенах делает их неспособными прорастать. Во всех пробах было обнаружено большое количество щуплых семян, в которых отсутствовал зародыш. Их доля в выборках колебалась от 27 до 69 % (табл. 3, в среднем 44.7 %). Доля семян без зародыша среди семян нормального размера также имела существенные значения —

ТАБЛИЦА 2

Число семян различных групп и протокормов в пробах, взятых в мае (1, 2), июне (3) и сентябре (4, 5) 1999 г., шт.

№ пробы	Общее число семян	Число щуплых семян	Число непроросших семян нормальных размеров					Число проросших семян			
			без зародыша	с зародышем				на стадии набухания	протокормы на стадии выхода из семенной оболочки	протокормы средних размеров	погибшие протокормы
				мелким		крупным и средним					
				белым	бурым	белым	бурым				
1	307	113	106	5	3	35	6	1	38	0	0
2	1318	511	679	25	9	51	0	2	40	0	1
3	1162	313	700	29	6	42	9	9	49	4	1
4	839	484	343	3	0	4	2	0	3	0	0
5	990	683	293	3	3	4	0	0	4	0	0

ТАБЛИЦА 3

Соотношение числа семян, потенциально способных и неспособных к прорастанию

№ пробы	Неспособные к прорастанию семена			Потенциально способные к прорастанию семена	
	щуплые	нормального размера без зародыша	всего, %*	%*	%**
	%*	%*			
Контроль 1	32	48	80	20	29
Контроль 2	51	40	91	9	19
1	37	35	72	18	45
2	39	52	91	9	16
3	27	60	87	13	18
4	58	41	99	1	3
5	69	30	99	1	5
Среднее значение	44.7	43.7	88.4	11.6	19

Примечание. %* — доля в общей выборке семян, %** — доля среди семян нормального размера. 1—5 — номера проб (табл. 2).

от 30 до 60 % (табл. 3, в среднем 43.7 %). Таким образом, во всех выборках преобладала доля неспособных к прорастанию семян. Она колебалась от 72 до 99 % (в среднем 88.4 %).

Доля семян, содержащих зародыш, колебалась в выборках от 1 до 20 % (в среднем 11.6 %) и только такие семена потенциально способны прорастать. При расчете доли семян, потенциально способных прорастать без учета количества щуплых семян, также получалось очень низкое значение — от 3 до 45 % (в среднем 19 %). В контроле и пробах, взятых в мае—июне (т. е. без учета двух сентябрьских проб), она колебалась от 16 до 45 % и составляла в среднем 27 % (табл. 3).

4. Анализ прорастания семян. Щуплые семена легко выявляются под бинокулярным микроскопом в общей массе семян нормального размера, так как они примерно в 2 раза мельче последних (табл. I, *1*—*5*). Поэтому при подсчете % прорастания семян щуплые семена, как правило, не учитывались.

Достоверно определить, содержит ли семя нормального размера зародыш, возможно только под микроскопом в проходящем свете. В табл. 4 представлены данные процента прорастания семян, рассчитанного как на общее число семян нормального размера, так и только на число семян, имеющих зародыш.

Наибольшее число проросших семян от всего числа семян нормального размера, составило 20 %. Он был отмечен в одной из майских проб, в которой находились семена из 2 крупных плодов. Во второй майской пробе, в которой находились семена из 4 мелких плодов, он составил всего 5 %. Близкий результат (7 %) был получен в пробе, взятой в июне, в которой также находились семена из 3—4 некрупных плодов. Самое низкое значение (всего 1 %) отмечено в двух пробах, взятых в сентябре.

Доля проросших семян от числе семян, имеющих зародыш, колебалась от 34 до 44 % в пробах, взятых в мае—июне. В среднем он составил 40 %. В двух сентябрьских пробах он был примерно одинаков — в среднем 27 %, но ниже, чем рассчитанный для проб, взятых в мае—июне.

Среднее значение процента прорастания для всех изученных проб (май—сентябрь) составило 39 %. Таким образом, результаты двух сентябрьских проб в целом практически не повлияли на его значение.

Как видно из табл. 4, процент прорастания от общего числа семян нормального размера, в среднем составляет 6 %. Если расчеты проводить только для семян с зародышем, то его значение возрастает в среднем до 39 %. Таким образом, присут-

ТАБЛИЦА 4

Число семян нормального размера с зародышем и без него и процент прорастания

№ пробы	Число семян нормальных размеров, шт.					Доля проросших семян	
	всего	без зародыша	с зародышем			от общего числа семян нормального размера	от общего числа семян с зародышем
			всего	непроросших	прорастающих или проросших		
1	194	106	88	49	39	20	44
2	807	679	128	85	43	5	34
3	849	700	149	86	63	7	42
4	355	343	12	9	3	1	25
5	307	293	14	10	4	1	28
Среднее значение по пробам 1, 2, 3	1850	1485	365	220	145	8	40
Среднее значение по пробам 4, 5	662	636	26	19	7	1	27
Среднее значение по всем пробам	2512	2121	391	239	152	6	39

Примечание. 1—5 — номера проб (табл. 2).

ствие большого количества семян без зародыша, потенциально неспособных прорастать, существенно снижает значение процента прорастания семян у данного изучаемого растения.

5. Анализ числа семян по размеру зародыша. Количественные данные семян различных групп по размеру зародыша приведены в табл. 5. В контроле 1, представляющем выборку семян из 2 наиболее крупных плодов, наблюдалось 55 % семян с мелким зародышем, а 45 % — с крупным и средним. В контроле 2 (семена из 3—4 некрупных плодов) семян с мелким зародышем содержалось 72 %, а с зародышем средних или крупных размеров — 28 %. Таким образом, в контроле к посеву преобладала доля семян с зародышем мелких размеров.

В пробах непроросших семян, извлеченных из почвы, процентное соотношение между выделенными нами двумя группами семян по размеру зародыша существенно колеблется. Однако можно отметить тенденцию к преобладанию доли семян с крупным или средним зародышем в 4 пробах из 5. Таких семян содержится от 2/3 до 3/4 от всего количества непроросших семян с зародышем. Тем самым в отличие от контрольных проб, доля семян с зародышем мелких размеров меньше в большинстве проб семян после инкубации их в почве. Создается впечатление, что большая часть семян именно с мелким зародышем проросла, и тем самым их доля среди непроросших семян уменьшилась. Однако это маловероятно. По данным табл. 3 можно предположить, что с увеличением времени инкубации семян в почве происходит постепенное увеличение доли семян без зародыша, а доля семян, содержащих зародыш, снижается. В сентябрьских пробах семян последней группы содержится всего от 3 до 5 %. Это может быть связано с постепенным разрушением зародыша под действием почвенных микроорганизмов, причем это может происходить быстрее в случае семян именно с мелким зародышем, что и приводит к уменьшению доли семян данной группы. Вероятно также второе предположение, что доля семян различных групп изначально была различна в пробах, так как в них были произвольно объединены семена из 2—4 различных плодов.

ТАБЛИЦА 5

Число семян с зародышами различных размеров

№ пробы	Семена с мелким зародышем		Семена с крупным зародышем	
	абс. число	доля, %	абс. число	доля, %
Контроль 1	112	55	92	45
Контроль 2	33	72	13	28
1	8	16	41	84
2	34	40	51	60
3	35	42	51	58
4	3	33	6	67
5	6	60	4	40

Примечание. 1—5 — номера проб (табл. 2).

6. Анализ прорастающих семян под микроскопом. Сравнительное микроскопическое исследование семян перед посевом (табл. I, *1—9*) и пролежавших в почве (табл. II, *1—9*) показало, что у большинства пролежавших в почве семян внутриклеточное содержимое зародышей как мелких, так и средних или крупных размеров изменяется. В клетках зародышей исчезают глобулы запасных белков. Большинство зародышей как крупных, так и мелких размеров набухают (табл. II). Однако набухание зародышей мелких размеров не приводит к разрыву семенной оболочки.

Мелкоклеточная и крупноклеточная зоны различаются, как правило, у всех набухших или прорастающих зародышей среднего и крупного размера (табл. II). Такая зональность обнаружена лишь у некоторых набухших зародышей мелких размеров (табл. II, *5*).

В клетках протокормов на стадии выхода из семенной оболочки (майские пробы) можно обнаружить крахмальные зерна, сконцентрированные вокруг ядер (табл. II, *9*). Гифы гриба в клетках протокормов на данной стадии, по-видимому, отсутствуют.

Гифы грибов отчетливо видны в клетках протокормов среднего размера вышедших из семенной оболочки (июньская проба). Однако такие протокормы в пробах малочисленны.

Обсуждение

Процент прорастания семян орхидей *in situ* видоспецифичен и в основном, как правило, достаточно низок. У *Goodyera pubescens* он составил примерно 50 %, *Galearis spectabilis* — 7 %, *Liparis lilifolia* — около 10 %, *Corallorrhiza odontorhiza* — 3—89 % (Rasmussen, Whigham, 1993, 1998), у *Dactylorhiza maculata* subsp. *maculata* — 71—85 %, *Epipactys helleborine* — 13—60 % (van der Kinderen, 1995a, b). Низкое значение процента прорастания семян *in situ* объясняется рядом биотических и абиотических факторов: типом покоя семян, различной степенью зависимости от гриба, неравномерностью в распределении микосимбионта в почве, температурой, влажностью, глубиной заделки семян и т. д. В настоящем исследовании впервые был установлен еще один фактор, который в значительной мере может влиять на величину процента прорастания семян некоторых видов орхидных.

Изучение семян, собранных с единственного растения *D. maculata*, показало, что большая часть (в среднем 88.4 %) не содержит зародыша, и тем самым такие семена не могут прорастать. Сюда входят 2 группы семян, различающиеся по размерам: 1) щуплые (44.7 %); 2) семена нормального размера без зародыша (43.7 %). Как правило, количество щуплых семян не принимают во внимание при определении процента прорастания семян орхидных. Семена 2-й группы обычно входят в количество семян, на которое рассчитывают процент прорастания, так как его невозможно

достоверно определить без помощи микроскопа. Если доля семян без зародыша среди семян нормального размера очень велика, то процент прорастания существенно снижается (табл. 4). Процент прорастания семян у объекта настоящего исследования, рассчитанный на общее количество семян нормального размера, был хотя и невысок (в среднем 39 %), но в 6.5 раз выше по сравнению с расчетами на все количество семян нормального размера.

Таким образом, исследование семян под микроскопом позволило установить, что очень низкий процент прорастания семян орхидных может быть связан с наличием значительного количества семян без зародыша в анализируемой выборке. К сожалению, этот факт не учитывался ранее ни нами, ни в исследованиях других авторов.

«Смертность» семян и протокормов в экспериментах *in situ* достаточно большая. Например, через 54 нед после посева у *Goodyera* она достигает 43 %, а у *Corallorrhiza* — 26 % (Rasmussen, Whigham, 1993).

Было показано, что число проросших семян *Epipactys helleborine* существенным образом зависит от глубины их заделки (van der Kinderen, 1995). Так, при посеве семян на глубину 10 см оно было максимальным, а на глубине 2—5 см семена в основном были непроросшие, и многие из них имели темный зародыш, т. е. погибли. В нашем исследовании было показано, что к сентябрю следующего после посева года в исследованных образцах содержалось очень мало семян с зародышем и протокормов (всего 3—5 %) по сравнению с контрольными и взятыми из почвы в мае и июне пробами (16—45 %, табл. 2, 3). По-видимому, к сентябрю значительная часть семян и протокормов разрушалась и утилизировалась почвенными микроорганизмами.

Вероятно, в случае нашего эксперимента (необычайно засушливое лето 1999 г., поверхностный слой почвы пересох и потрескался) небольшая глубина заделки семян (не более 3 см) существенно увеличила гибель семян и протокормов.

Для *Goodyera pubescens* и *Corallorrhiza odontorhiza* период от диссеминации до начала прорастания в почве составляет 24—30 нед (Rasmussen, Whigham, 1993), *Epipactis helleborine* — 8 мес, *Dactylorhiza maculata* — 3.5 мес, *Microtis parviflora* — 12 нед, *Spiranthes sinensis* var. *amoena* — 8 нед (van der Kinderen, 1995, a, b). В настоящем исследовании определить период покоя семян и дату начала их прорастания не представлялось возможным. Первая проба семян была взята для анализа в конце апреля после схода снега с полей, т. е. через 8 мес после посева. Семена имели набухший зародыш с формирующимися эпидермальными волосками и находились на стадии разрыва семенной оболочки. Протокормов, вышедших из семенной оболочки, в данной пробе обнаружено не было.

В клетках набухших зародышей, изученных в мае, гифы грибов выявлены не были. Они были обнаружены в клетках нескольких протокормов в пробах, взятых на анализ в июне. Из этого можно заключить, что первые этапы прорастания (набухание зародыша, формирование эпидермальных волосков и разрыв оболочки семени) происходят до того, как гифы гриба проникают в клетки зародыша, что отмечалось ранее другими исследователями (van der Kinderen, 1995a; Zelmer et al., 1996). Семена *D. maculata* прошли этапы покоя и набухания в осенний, зимний и ранневесенний периоды. Инфицирование же набухших зародышей грибом, по-видимому, происходило через уже сформированные эпидермальные волоски, в период начала вегетации растений, т. е. в мае—июне.

Эксперименты по симбиотическому культивированию семян и проростков *in vitro* показывают, что большое количество проростков, которые обладают большей жизнеспособностью как в культуре, так и после их высадки в почву, удается получить, как правило, из семян, собранных в наиболее крупных по численности особей популяциях орхидных (Zettler, McInnis, 1992; Zettler et al., 1995). В нашем эксперименте семена были собраны с единственного растения. Возможно, для проведения более длительных по срокам экспериментов необходимо использовать семена, собранные в местах массового произрастания орхидных. Можно предположить, что в последнем случае семена будут более гетерогенны и по своей жизнеспособности, и по способности противостоять неблагоприятным факторам среды.

В ходе настоящего эксперимента стало возможным проанализировать только долю проросших семян *D. maculata*. Не представлялось возможным продлить срок его проведения для того, чтобы оценить количество проростков, которое выживет и достигнет стадии взрослого растения. По-видимому, засуха в период проведения эксперимента, чрезмерное пересыхание почвы, а также и неоптимальные место посева и глубина заделки семян способствовали полной гибели потомства и отсутствию возобновления данного растения из семян репродукции 1998 г.

Благодарности

Автор выражает благодарность Т. Б. Батыгиной за поддержку и ценные критические замечания, Л. М. Ротенфельд за помощь в подготовке иллюстраций, а также Научному обществу Нидерландов, при финансовой поддержке которого был приобретен микроскоп Axioscope-2.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта «Ведущие научные школы России» (№ 00-15-97828) и 6-го конкурса—экспертизы инициативных проектов молодых ученых РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Rasmussen H. N., Whigham D. F. Seed ecology of dust seeds *in situ*: a new study technique and its application in terrestrial orchids // Am. J. Bot. 1993. Vol. 80. N 12. P. 1374—1378.

Rasmussen H. N., Whigham D. F. The underground phase: a special challenge in studies of terrestrial orchid populations // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 126. P. 49—64.

Van der Kinderen G. A. Method for the study of field germinated seeds of terrestrial orchids // Lindleyana. 1995a. Vol. 10. N 2. P. 68—73.

Van der Kinderen G. A. Observations on *in situ* germination of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz // Lindleyana. 1995b. Vol. 10. N 4. P. 223—231.

Zelmer C. D., Currah R. S. Symbiotic germination of *Spiranthes lacera* (*Orchidaceae*) with a naturally occurring endophyte // Lindleyana. 1997. Vol. 12. N 3. P. 142—148.

Zelmer C. D., Cuthbertson L., Currah R. S. Fungi associated with terrestrial orchid mycorrhizas, seeds and protocorms // Mycoscience. 1996. Vol. 37. P. 439—448.

Zettler L. W., McInnis T. M., Jr. Propagation of *Platanthera integrilabia* (Correll) Luer, an endangered terrestrial orchid, through symbiotic seed germination // Lindleyana. 1992. Vol. 7. N 3. P. 154—161.

Zettler L. W., Barrington F. V., McInnis T. M., Jr. Developmental morphology of *Spiranthes odorata* seedlings in symbiotic culture // Lindleyana. 1995. Vol. 10. N 3. P. 211—216.

SUMMARY

The results of *in situ* seed germination of *Dactylorhiza maculata* s. l. are discussed. In August 1998 mature fruits (at the beginning stage of dehiscence) were collected, put in packages and buried near maternal plant. The percentage of seed germination was determined from May to September 1999. The seed samples were fixed, clarified and studied by Axioplane-2 (Zeiss) with differential-interferential contrast optics (DIC) under × 75 magnification.

The seeds of *D. maculata* passed the dormant stage and germinated from September 1998 to May 1999. By the end of April the seedcoat broke and epidermal hairs formed in protocorm. Fungi infected the swollen embryos and protocorms only in May or June. Apparently a hypha penetrated into protocorm cells through the epidermal hairs.

The seed samples consisted of: 1) undersized seeds (44.7 %), 2) formed seeds without embryo (43.7 %) and 3) formed seeds with embryo (11.6 %). Thus, the object of the study was characterized by a lot of seeds (88.4 %) incapable of germination because of lack of the embryo. Consequently, only 11.6 % seeds had the embryo and were potentially able to germinate. This feature was taken into account when the seed germination was calculated. The average per cent of *in situ* germinated seeds from the total number of normal-sized seeds was 6 %; and it was 39 % when from the number of seeds with the embryo. Thus, a lot of seeds without embryo in a total seed sample may result in an essentially low figure of the seed germination per cent.

The experiments were carried out in the summer 1999, extremely droughty. Apparently, extraordinary shrinkage of soil and also, maybe, a wrong place and deep of seed sowing were the

reasons of the plant offspring. Therefore, the number of seeds with embryo (and protocorms) in seed samples fixed in September was very low (3—5 %) as compared to May—June (16—45 %). During the experiment, it was possible to analyze only percentage of seed germination. The question: How many seedlings will survive and then reach the fructification stage — remaines unsolved.

УДК 581.526.35(470.23) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 5

© В. А. Смагин, О. В. Галанина

БОЛОТА КУРГАЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

V. A. SMAGIN, O. V. GALANINA. MIRES OF KURGALSKY PENINSULA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 26.06.2002

Излагаются результаты исследования болот Кургальского п-ова и их растительности. Кроме самого полуострова, была обследована территория, являющаяся его продолжением в юго-западном направлении, тянущаяся вдоль берега Нарвского залива и ограниченная реками Луга и Россонь, а также ряд болот, лежащих вблизи южного побережья Лужской губы. Классификация растительности выполнена эколого-флористическим методом на основании 150 геоботанических описаний. Большая часть территории полуострова имеет статус водно-болотного угодья международного значения, тем не менее, болота испытывают сильное антропогенное воздействие.
Ключевые слова: болота, растительность, Ленинградская обл., Кургальский п-ов.

Летом 2001 г. нами было проведено обследование растительности болот Кургальского п-ова, расположенного в юго-западной части Ленинградской обл. Он глубоко вдается в Финский залив, разграничивая акватории Нарвского залива и Лужской губы (рис. 1). Исследование природы юго-запада Ленинградской обл. проводилось в разные годы. Можно выделить два основных этапа. Первый приходился на 1920-е годы, когда в Кингисеппском уезде работал целый ряд классиков отечественного естествознания, в том числе известный болотовед И. Д. Богдановская-Гиенэф (1928 а, б). Она вместе с З. Н. Смирновой (1928), Г. К. Черновой-Лепиловой (1928) исследовала болота Прилужской низменности, Куровицкого и Крикковского плато. На Кургальском п-ове была обследована лишь южная часть болота «Большое». Болота же побережья Нарвского залива, расположенные южнее собственно Кургальского п-ова к западу от р. Россонь, в то время находились на территории Эстонии. Второй этап исследования этого района начался с конца 1980-х годов при организации комплексного заказника «Кургальский». Несколько позднее (1997) он получил продолжение в связи с необходимостью проведения экологической экспертизы строительства порта в пос. Усть-Луга. В работе приняли участие представители разных научных направлений, но болота были только охарактеризованы в общем списке ландшафтов. Результаты исследований природы района опубликованы в статье «Очерк растительности района Лужской губы» (Волкова, Галанина и др., 1999), в монографиях «Флора Кургальского полуострова» (Глазкова, Бубырева, 1997) и «Комплексное картографирование природной среды побережья Финского залива» (2001). Н. М. Калибернова и О. В. Галанина стали инициаторами исследования болот Кургальского п-ова и прилегающих к нему территорий, результаты которого изложены в данной статье.

Тот факт, что до сих пор болота полуострова никем не были подробно обследованы, диссонирует с его современным охранным статусом — полуостров объявлен водно-болотным угодьем международного значения (Водно-болотные..., 1998). Кроме

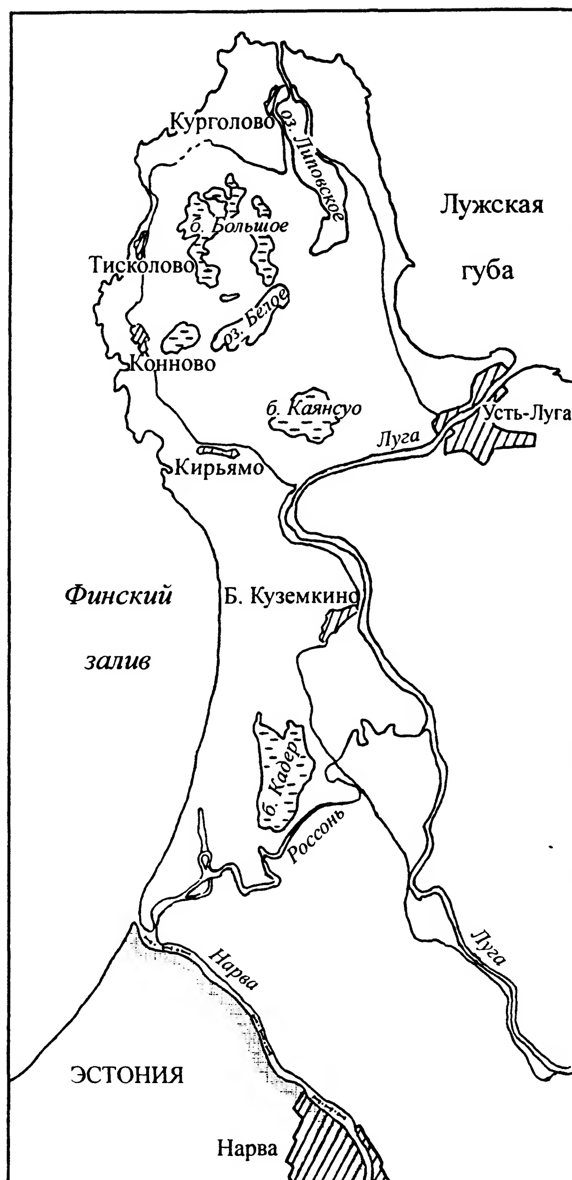


Рис. 1. Карта-схема расположения болот Кургальского п-ова.

того, нами был обследован ряд болот к востоку от р. Луга, между южным берегом Лужской губы и склоном Куровицкого плато. В ходе исследования выяснилось, что для некоторых болот полуострова ведущим фактором, определяющим специфику современного растительного покрова и направленность развития экосистем в целом, является антропогенный.

Болота занимают 11.5 % площади Кургальского п-ова (Исаченко, 2001). К северу от оз. Белое расположена группа болот, объединенная под общим названием «болото Большое», их восточная часть имеет собственное название «болото Березовское». К западу от упомянутого озера находится болото Конновское (по Г. А. Исаченко, 2001). В южной части полуострова на надпойменной левобережной террасе р. Луга распо-

ложено болото Каянсуо. На склонах террас Кургальского плато отмечен ряд небольших минеротрофных болот. В полосе между старицей рек Луги, Россонь и берегом Нарвского залива имеются небольшие междюнные болота и крупная болотная система Кадер, общая площадь которой составляет 983 га (Торфяные..., 1980). Кадер является одним из немногочисленных болот Ленинградской обл., где грядово-озерковый комплекс занимает около половины площади. В настоящее время, оказавшись под воздействием антропогенного евтрофирования, осуществляемого за счет переноса по воздуху продуктов неполного сгорания сланцев с Балтийской ТЭЦ (г. Нарва), оно стало уникальным, единственным в своем роде на территории области. Воздействие евтрофентов, поступающих на болота воздушным путем, проявляется практически на всех болотах полуострова. Это придает их растительности весьма специфический характер и пестроту и обусловливает трудности при проведении ее классификации и типологии болот.

Синтаксономический состав растительности болот Кургальского полуострова

Преобладает растительность двух классов: Oxycocco-Sphagnetea и Scheuchzerio-Caricetea nigrae. Типичной растительности класса Vaccinietea uliginosi на болотах не отмечено, она представлена только сообществами, имеющими переходные черты к классу Oxycocco-Sphagnetea. Растительность класса Alnetea glutinosae больших площадей на болотах полуострова не занимает.

Класс Vaccinietea uliginosi Tx. 55

Растительность, рассматриваемая без отнесения к союзу.

Асс. Sphagnetum magno-pinosum Yurev et Filatov 1913
(см. таблицу, *1*)

Представлена на небольших междюнных болотах, расположенных на территории между р. Россонь и берегом Нарвского залива, где растительность ассоциации полностью покрывает всю площадь болот. Встречена на болоте Кадер, где некогда занимала его периферийную часть, а сейчас потеснена растительностью варианта этой ассоциации, включающего трансформированную растительность. Небольшие участки имеются на Большом болоте и на болотах склонов восточного берега полуострова. Почти все описанные сообщества относятся к субассоциации callunetosum vulgaris, южнотаежному викарианту (Смагин, 1988).

Вариант (антропогенная трансформация)
Sphagnetum magno-pinosum
Yurev et Filatov 1913 var. Pleurozium schreberi
(см. таблицу, *2*).

Включает в себя сообщества, в которых под воздействием антропогенного фактора произошла деградация сфагновых мхов, и в моховом ярусе на первый план вышли бриевые мхи, главным образом *Pleurozium schreberi.*[1] Внешний аспект, ярусный и видовой состав остались прежними, за исключением инвазии ряда чужеродных для ассоциации видов *Baeothryon alpinum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Populus tremula*, *Sphagnum squarrosum*. Сообщества варианта описаны в основном на болоте Кадер, а также на болоте у оз. Леший, вблизи осушительной канавы.

[1] Латинские названия высших сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995); низших растений — по сводке М. С. Игнатова, О. М. Афониной (1992).

№ синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8			9	10	11	12
№ описания									131	121				
Число описаний	11	7	9	9	4	5	3	5			4	9	3	5
Среднее число видов	20	19	18	19	14	20	11	15	12	13	12	9	7	12
Древостой														
Pinus sylvestris	V3	V4	III1	I+										
Betula pubescens		I+												
Alnus glutinosa														
Picea abies														
Подрост														
Pinus sylvestris	III1	III1	I1	I1							II+			
Betula pubescens	V+	III+	II+	II+	III+	III+		III+		+	II+	I+		II+
Picea abies	IV+	II+	I+	II+	II+	IV+								
Alnus glutinosa								II+						
D. Oxycocco-Sphagnetea														
Ledum palustre	V2	V3	V1	V1		IV1	IV+	III+						
Empetrum nigrum	V2	V2	V2	V2	V2	V2	II+	III1			II+			
Calluna vulgaris	V2	V2	V3	V3		V2	V1	III1	+	+		I+		I+
Rubus chamaemorus	V2	V1	IV2	IV2	III1	II+	II+	III1	+		II+			
Vaccinium uliginosum	V1	V1	II+	III1		III1								
Pleurozium schreberi	IV2	V5	IV2	II+		V4								
Aulacomnium palustre	V1	V1	IV+	IV1	IV+	IV2		II+			II+			
Dicranum polysetum	III+	III1	III1	II+		II1								
Hylocomium splendens	II1	V1		II+		II1								
Polytrichum strictum	III+		II+	V1	V2	III1		IV1		+				
Oxycoccus microcarpus	I+		IV+	II+										
Pinus sylvestris ниже 2 м			V2	V3	IV1	V4	II+	III1						II+
Chamaedaphne calyculata	V2	V2	III1	III1	V1	V3	II+	IV+			II+			
Andromeda polifolia	V+	V1	V1	V1	V2	V1	V2	V2	3	3	III1	V+	V+	V2
Oxycoccus palustris	V1	IV+	V+	V1	V2	V1	V1	V1	+	1	V1	V+	IV+	V1
Eriophorum vaginatum	V1	V1	V1	V1	V1	IV1	IV+	V2	1	5	III1	I1		II1
Betula nana	I+		IV1	III1	II1			V2	+	10				IV1
Sphagnum angustifolium	V4	III1	V2	V4	V2	II1		V5			II2			
S. fuscum	II1	II+	V5	V2	III2	II2		I1						I1
S. magellanicum	V4	IV1	IV2	V4	V5	III3	II1	V4			II1			I+
S. rubellum	++	II1	III1	I+	II2	I+	V5		5					
Drosera rotundifolia	II+		V+	V+	V+	II+	V1	III+	1	+	V+	II+	II+	V+
D. Rhynchosporion albae														
Rhynchospora alba							IV1		+		III1	III1		II1
Carex limosa					II+	I+					III1	I+	IV1	IV+
Scheuchzeria palustris				I+										
Drosera anglica							II+		+		III+	II+		
Drosera × obovata							II+		+		II+	IV2		
Sphagnum cuspidatum							II1					I+	II1	

13	14	15	16	17		18	19	20		21	22	23	24	25		26	27	
					43				82						51			108
3	4	3	2	9		2	6	3		2	6	3	5	11		5	3	
8	10	9	9	14	6	12	13	15	7	15	9	6	8	19	11	19	24	20
							II+	IV+								III1	V2	1
																	II+	8
																	II+	32
																	II+	
		II+		III+		V+		II+		III+			I+	++		V2	IV1	
		II+		II+			IV1	IV1		V+				III1		III1	V1	2
							I+	II+						++		I+	IV1	5
							III1	II+									IV1	
														III1		I+	V1	
						III+								III2		V1	IV+	
				I+										III1		I+	III1	
													I+	++		I+		
								II+						I+		I+	V1	
														III1				3
				`I+						III1				III1	1	I+		+
								III1						V2	5	I+		
														++				
														V2				
II+	III+					III+	V+	II+		V1		II+		III1		III+		
IV+	V1	V1	V1	V1	5	V2	IV1	II+	30		V+	IV1	V1	V1	8	V1	II+	
IV+	IV1	IV+	V+	V1	1	V1	V2	V1	10	V1	I+	II+	II+	V2	5	V1	V1	
II+		II+	III+	III1	2	III1	IV1	IV1		III2			I+	IV1	2	IV1	V1	
II+				IV+			IV1	III1			III+	III1	II+	III2		V2	II+	
				II1				V5		III1			I+	V3	5	IV2	IV4	
				II1									II1	III2	70	III1		
III1				II1			II2	II2		III1				V5	20	V4	V3	10
																I+		
IV+	III+	V1	III+	V+		V+	II+	II+	+		I+		I+	III+	+	III+		
II+	III1	V3	V3	II+							V2		I+					
III1	V2	II+	III+	IV+			II+	IV1	+	V1	V1	IV1	V1	II+				
II+	II+		V+										I+					
IV+	III+	IV1	V1	II+							V1	II+	I+					
			III+								II+							
II4													II1					

№ синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8			9	10	11	12
№ описания									131	121				
Число описаний	11	7	9	9	4	5	3	5			4	9	3	5
Среднее число видов	20	19	18	19	14	20	11	15	12	13	12	9	7	12
Sphagnum balticum							II2		95					
S. majus														
S. jensenii														
Cladapodiella fluitans												I2		
Виды нарушенных местообитаний														
Baeothryon alpinum	++	II+		I+		II1	II+				V2	V4		III+
Eriophorum polystachion		I+	I+	II+	II+	II+	IV+				IV1	V1	V2	V2
Carex paupercula		I+		I+						1	II+		IV1	I+
C. cinerea	++	I+				II+				0	II+		II+	
D. Caricion lasiocarpae														
Carex lasiocarpa								I+						I1
Menyanthes trifoliata														II2
Sphagnum fallax	++	I1		I+										I1
S. papillosum							II1			90			II1	V5
S. flexuosum											V5			
Utricularia intermedia												III+	II2	
D. Magnocaricion														
Carex rostrata	++				II+	II+		II+		·	II+		IV1	
Phragmites australis														
Comarum palustre														
Epilobium palustre														
Calla palustris											II+			
Naumburgia thyrsiflora														
Equisetum fluviatile											II+			
Неболотные виды														
Sorbus aucuparia		I+		I+										
Cirsium palustre		I+												
Chamaenerion angustifolium		II+		I+		II+								
Populus tremula всходы	++					I+								
Carex serotina												I+		
Climacium dendroides						I1								
Moneses uniflora	II+	I+		I+										
Poa palustris	++													
Salix caprea	++													
D. Vaccinietea uliginosae														
Sphagnum russowii	I+	II1	I+	II1	II1	I+								
Vaccinium vitis-idaea	III1	II1				I+								

13	*14*	*15*	*16*	*17*		*18*	*19*	*20*		*21*	*22*	*23*	*24*	*25*		*26*	*27*	
					43				*82*						*51*			*108*
3	*4*	*3*	*2*	*9*		*2*	*6*	*3*		*2*	*6*	*3*	*5*	*11*		*5*	*3*	
8	*10*	*9*	*9*	*14*	*6*	*12*	*13*	*15*	*7*	*15*	*9*	*6*	*8*	*19*	*11*	*19*	*24*	*20*
		II3	III1															
		II4									I1							
		II4																
		II1																
	III+	II+	V1	II+							III1			II1				
V2	V2	V1	III+	III1		III+	III+	V1			V1	IV1	II+	III1			II+	
II+	II+															I+		
II+	II+						I+			V2				I+				
II+						V2	V2	V3				V1		III1		IV1	V2	
				IV+		III1	IV2	IV2			IV2	IV1	IV1	III2	*1*	II+	IV2	
IV1	V5			II1	*75*		V5			III3		II2	I1	+1		V4	II3	*60*
	I+			V5	*20*	V5	I1		*90*		III1	II1	III3	II1		I+		
							I3											
	II1						I+				V4		I2					
II+	II+			V2	*12*	III+	I+			III+	II1	II1	III1	I+	+	II1	II1	
						III2	III1	II+	*15*	V3		II1	I1	II1		I+	II2	*25*
							I+	IV+		III+								*5*
										V+								
																		35
																		3
							III+	II+			I+			I+		I1		+
																		+
																		+
				I+														
														++				
																	II+	+

№ синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8			9	10	11	12
№ описания									*131*	*121*				
Число описаний	*11*	*7*	*9*	*9*	*4*	*5*	*3*	*5*			*4*	*9*	*3*	*5*
Среднее число видов	*20*	*19*	*18*	*19*	*14*	*20*	*11*	*15*	*12*	*13*	*12*	*9*	*7*	*12*
Vaccinium myrtillus	++	I+												
Melampyrum pratense	III+	I+						I+						
Прочие виды														
Dactylorhiza maculata	IV+	II+	III+	III+				III+		*0*	II+			IV+
Platanthera bifolia	II+	I+				I+		I+						I+
Carex pauciflora				II+	II+	I+		III						
C. nigra						II+					II+		II+	I+
Warnstorfia exannulata											II+	III	III	
Salix phylicifolia													II+	I+
S. cinerea	++													
S. myrtilloides														
S. aurita									+					
Frangula alnus		I+		I+										
Calamagrostis canescens	++					I+								
Sphagnum capillifolium		I1		I+										
S. squarrosum		III+										I+		
S. fimbriatum				I+		I1								
S. teres		I+												
S. subsecundum														
S. obtusum														
Polytrichum commune														
Cladonia arbuscula		I+		II+		I+								
C. rangiferina			II+	II+										
C. stellaris			II+	II+										

Примечание. Синтаксоны: *1* — асс. Sphagnetum magno-pinosum typicum; *2* — var. Pleurozium schreberi; *3* — Ledo-Sphagnetum fusci; *4* — Chamaedaphne-Sphagnetum magellanici callunetosum; *5* — Chamaedaphne-Sphagnetum magellanici typicum; *6* — Chamaedaphne-Sphagnetum magellanici var. Pleurozium schreberi; *7* — Andromeda polifolia—Sphagnum rubellum; *8* — Eriophorum vaginatum—Sphagnum angustifolium; *9* — Baeothryon alpinum—Sphagnum flexuosum; *10* — Baeothryon alpinum—Drosera obovata; *11* — Eriophorum polystachion; *12—14* — Sphagno—Eriophoretum polystachii; *15*, *16* — Sphagno-Rhynchosporetum albae; *17* — Caricetum rostratae; *18—20* — Caricetum lasiocarpae; *21* — Phragmites australis—Sphagnum fallax; *22* — Menyantho-Rhynchosporetum albae; *23* — Menyantho-Caricetum lasiocarpae; *24* — Menyantho-Caricetum limosae; *25* — Menyantho-Sphagnetum magellanici; Menyantho-Sphagnetum fusci; *26*, *27* — Sphagnetum betulo-pinosum. Для таксонов, описанных единично, приводятся конкретные описания (номера даны курсивом). *121* и *131* — асс. Caricetum limosae; *51* — асс. Menyantho-Sphagnetum fusci; 43 — var. Carex rostrata—Sphagnum fallax; 82 — var. Phragmites australis—Sphagnum papillosum; 108 — асс. Alnetum glutinosae—Sphagnosum. D — диагностические виды; римскими цифрами даны классы постоянства видов в сообществах: + — 5—10 %; I — 10—20 %; II — 20—40 %; III — 40—60 %; IV — 60—80 %; V — >80; арабскими цифрами — баллы проективного покрытия: + — <1 %; 1 — 1—5 %; 2 — 6—15 %; 3 — 16—25 %; 4 — 26—50 %; 5 — >50 %; арабскими цифрами курсивом дано покрытие видов в процентах. Единично встречены: *Luzula pilosa* (синтаксон № 1 — + +); *Sphagnum girgensohnii* (1 — + +, 28 — II2); *Cladonia fimbriata* (2 — I+); *C. stygia* (3 — I+); *C. mitis* (3 — I+); *Carex dioica* (3 — I+, 28 — II+); *Sphagnum riparium* (4 — I+, 9 — II+); *S. tenellum* (7 — II+, 17 — I1); *Typha latifolia* (9 — II+); *Calamagrostis neglecta* (9 — II+); *Rhynchospora fusca* (10 — I+); *Gymnocolea inflata* (11 — II2); *Warnstorfia fluitans* (11 — II2); *Scirpus lacustris* (14 — II+); *Mylia anomala* (15 — II+); *Cephalozia macounii* (15 — II+); *Sphagnum pulchrum* (17 — I1, 26 — +1); *Calliergon stramineum* (19 — I+); *Salix pentandra* (21 — III1); *Nymphaea candida* (22 — I1); *Utricularia minor* (24 — I1); *Carex chordorrhiza* (24 — I+, 26 — ++); *C. muricata* (26 — I+, 28 — II+); *Potentilla erecta* (26 — ++, 28 — IV+); *Molinia caerulea* (26 — ++, 28 — II+); *Carex globularis* (28 — II+); *Trientalis europaea* (28 — II+).

13	*14*	*15*	*16*	*17*		*18*	*19*	*20*		*21*	*22*	*23*	*24*	*25*		*26*	*27*	
					43				*82*						*51*			*108*
3	*4*	*3*	*2*	*9*		*2*	*6*	*3*		*2*	*6*	*3*	*5*	*11*		*5*	*3*	
8	*10*	*9*	*9*	*14*	*6*	*12*	*13*	*15*	*7*	*15*	*9*	*6*	*8*	*19*	*11*	*19*	*24*	*20*
				I+										I+		I+	V+	
	II+			III+			V+	IV+	+				I+	II+		III+	V+	
																III+	II+	
																III+		
				I+			II+	II+						++		I+		
	IV3																	
	II+							II+		V1				I+				
	II+			I+				II+						I+		I+	II+	*1*
							II+	II+					I+	++		I+	II+	
						III+	II+	IV+		V+				++		I+	V2	
																	II+	
								II1									II+	*3*
										III2								
														++				
										III4				+1				II3
						III1								++				
IV4																		
										V1						I1	III1	+
																I+		

Класс Oxycocco-Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 43

Порядок Sphagnetalia magellanici Kastn. et Floss. 33

Союз Sphagnion fusci Br.-Bl. 20

Асс. Ledo-Sphagnetum fusci Du Rietz 21
(см. таблицу, *3*)

Большая часть описаний сообществ относится к субассоциации betuletosum nanae, меньшая — к typicum (Боч, 1990). В отличие от большинства болот области данная растительность встречена не на грядах, а на обширных ровных платообразных участках. Описана в восточной части болота «Большое» и у оз. Леший.

Сообщество, представляющее вариант трансформированной растительности, располагается на гряде, вблизи которой проходит глубокий осушительный канал. Отличается составом мохового яруса, сфагновые мхи сменились бриевыми. Сообщества Calluna vulgaris—Pleurozium schreberi и Empetrum nigrum—Pleurozium schreberi описаны Богдановской-Гиенэф (1928б), главным образом на Шуваловском торфянике. При этом отмечена несомненная связь их образования с осушением болот. Хотя они были описаны и на кочках в регрессивном комплексе.

Союз Sphagnion magellanici Kastn. et Floss. 33

Acc. Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici Bogdanowskaya-Guiheneuf 36 et Boč 90 (см. таблицу, *4*, *5*)

Широко представлена на болотах полуострова, где ее сообщества занимают кочки среди олиготрофных и мезоолиготрофных пушицево и осоково-сфагновых ковровых участков. Специфической особенностью региона является ее безраздельное господство на грядах в грядово-озерково-мочажинных комплексах (ГОМК) (болото Конновское). Представлена субассоциациями (Боч, 1990): callunetosum vulgaris (см. таблицу, *4*) и typicum (см. таблицу, *5*). Сообщества первой описаны на болоте Кадер, Конновском, у оз. Леший, второй — в основном на болоте Каянсуо.

Вариант (антропогенная трансформация) Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici var. Pleurozium schreberi (см. таблицу, *6*)

Представлен сообществами, описанными на болоте Кадер. На месте деградировавшего сфагнового мха образовался покров из бриевых мхов. Кроме *Pleurozium schreberi* и *Aulacomnium palustre*, присутствует вид евтрофных лесных болот *Climacium dendroides*. Здесь произрастают не свойственные ассоциации *Baeothryon alpinum*, *Carex cinerea*, *C. nigra*, *C. serotina*, *Eriophorum polystachion*. Вместе с тем остаются в роли доминантов типичные для ассоциации виды *Chamaedaphne calyculata*, *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*.

Комбинация[2] Andromeda polifolia—Sphagnum rubellum (см. таблицу, *7*)

К ней отнесены сообщества низких краев гряд, кочек и каймы озерков на болотах Кадер, Конновском, Березовском.

Комбинация Eriophorum vaginatum—Sphagnum angustifolium (см. таблицу, *8*)

Включает сообщества относительно сухих ковров в коврово-кочкарных комплексах. Представлена в восточной части болота Большое и на болоте Каянсуо. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Eriophorum vaginatum* и *Andromeda polifolia*.

Класс Scheuchzerio-Caricetea nigrae (Nordh. 36) Tx. 37

Порядок Scheuchzerietalia Nordh. 36

Союз Rhynchosporion albae Koch 26

Комбинация Baeothryon alpinum—Sphagnum flexuosum (см. таблицу, *9*)

Сообщества этой комбинации располагаются в мочажинах болота Кадер, вблизи границы грядово-мочажинного комплекса (ГМК) с лесным кольцом. Пухонос — монодоминант травяного яруса.

Комбинация Baeothryon alpinum—Drosera anglica (см. таблицу, *10*)

Ее сообщества описаны на болоте Кадер, где покрывают бóльшую часть площади мочажин с полностью разрушенным сфагновым покровом. Из типичных видов мочажин здесь встречаются *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, *Rhynchospora alba* (иногда в роли содоминанта). Постоянно присутствует не типичная для них *Eriophorum polystachion*. *Drosera anglica* часто образует сомкнутый красный ковер на поверхности воды. В одном из сообществ отмечен *Rhynchospora fusca*. Мочажины, покрытые этой растительностью, очень топкие и быстро превращаются в озерки.

---

[2] Комбинация — фитоценон, не имеющий синтаксономического ранга, объединяющий фитоценозы, принадлежность которых к ассоциации не установлена из-за недостаточного числа описаний.

Комбинация Eriophorum polystachion
(см. таблицу, *11*)

Ее сообщества также располагаются в мочажинах с деградированным сфагновым покровом. Описана на болоте Кадер, где занимает несравненно меньшие площади, чем сообщества предыдущей комбинации. Отмечена в промоине-мочажине небольшого болота к югу от Конновского. Доминантом травяного яруса является *Eriophorum polystachion*, иногда с ней содоминирует *Carex paupercula*.

Асс. Sphagno—Rhynchosporetum albae Osvald 23 et Koch 36 (см. таблицу, *15*, *16*)

Описана на болоте Конновском, в его западной олиготрофной части, где располагается в мочажинах. В роли доминантов мохового яруса отмечены *Sphagnum balticum*, *S. majus*, *S. jensenii* (см. таблицу, *15*). Описано 2 сообщества (см. таблицу, *16*), где вследствие антропогенного воздействия деградировал сфагновый покров, в топи вдоль заплывшего осушительного канала на болоте у оз. Леший и в мочажинах вблизи осушительных каналов на болоте Березовском.

Сообществ классической для региона асс. Caricetum limosae Osvald 23 почти не встречено, нами описано только 2 сообщества с доминированием *Eriophorum vaginatum* на болоте Большом (см. таблицу, *121*) и в т. ч. Березовском (см. таблицу, *131*).

Союз Caricion lasiocarpae

Асс. Caricetum rostratae Rubel 12 ex Osvald 23 emend (см. таблицу, *17*)

Описания сделаны преимущественно на болоте Каянсуо, междюнном болоте к югу от пос. Лужицы, единично на болотах Кадер и Конновском. Сообщества отличаются простым, свойственным ассоциации, двухъярусным составом. Причем во всех описанных сообществах доминантом мохового яруса является *Sphagnum papillosum*. Сообщество с доминированием *Sphagnum fallax* описано единожды (см. таблицу, *43*) на болоте Каянсуо, где занимает значительную площадь.

Асс. Caricetum lasiocarpae Osvald 23 (см. таблицу, *18—20*)

Сообщества встречены на болоте Большом и Каянсуо, а также на небольших междюнных болотах. Представлены 4 субассоциации (выделяемые по доминанту мохового яруса) sphagnetosum fallacis, sphagnetosum angustifolii, sphagnetosum papillosi, utricularietosum intermedii. В отличие от сообществ предыдущей ассоциации здесь выражен ярус болотного разнотравья из *Menyanthes trifoliata*.

Асс. Menyantho—Caricetum limosae Smagin 99
(см. таблицу, *24*)

Сообщества распространены в промоинах-мочажинах среди ковров, занятых сообществами Caricetum rostratae, Caricetum lasiocarpae, Sphagno-Eriophoretum polystachii. Описаны сообщества на болотах Каянсуо и Конновском и на болоте, расположенном к югу от пос. Лужицы. Их экотоп постоянно залит водой, моховой ярус для них не характерен.

Асс. Menyantho—Rhynchosporetum albae Smagin 99
(см. таблицу, *22*)

Встречена на тех же местообитаниях и тех же болотах, что и предыдущая. Постоянными видами ассоциации являются *Eriophorum polystachion* и *Baeothryon alpinum*. Моховой ярус отсутствует, но толщу воды обильно заполняет *Utricularia intermedia*.

Асс. Sphagno-Eriophoretum polystachii Smagin 1999
(см. таблицу, *12—14*)

Бóльшая часть описаний сообществ сделана на болоте Конновском. Представлена ассоциация также на болотах Кадер, Каянсуо, у оз. Леший. Доминантом мохового

яруса являются *Sphagnum papillosum*, *S. fallax*, *S. obtusum*, *S. cuspidatum*. Наибольшие площади занимают сообщества с доминированием первого. Они покрывают ковры — плато, края которых на 15—20 см возвышаются над поверхностью залитых водой узких промоин-мочажин. Остальные сообщества встречены в мочажинах (в том числе с растительностью подвергшейся трансформации) и приозерных сплавинах.

Комбинация Phragmites australis—Sphagnum fallax
(см. таблицу, *21*)

Описана на болоте у подножья склона высокой дюнной гряды, где выклиниваются грунтовые воды. Болото небольшое, но с торфяной залежью, мощностью до 2 м. Сообщества двухъярусные: ярус тростника имеет покрытие 25—30 %; сфагновый ярус сомкнут. Его образуют *Sphagnum fallax* и *S. teres*. В восточной части болота Конновское на коврах описано сообщество Phragmites australis—Sphagnum papillosum (см. таблицу, *82*).

Растительность, имеющая переходный характер между классами Oxycocco—Sphagnetea и Scheuchzerio-Caricetea nigrae.

Асс. Menyantho-Sphagnetum magellanici Boč 90
(см. таблицу, *25*)

Описания данной ассоциации были сделаны практически на всех обследованных болотах. Ее сообщества занимают кочки, разбросанные среди ровных ковровых участков, покрытых мезотрофной осоково-сфагновой растительностью. На болоте Каянсуо описано сообщество (микроценоз, расположенный на одной кочке), которое можно отнести к асс. Menyantho-Sphagnetum fusci Blagoveschenskyi 36 ex Boč 90 (см. таблицу, *51*).

Растительность, имеющая переходный характер между классами Vaccinietea uliginosi и Scheuchzerio-Caricetea nigrae.

Асс. Sphagnetum betulo-pinosum Yurev et Filatov 1913
(см. таблицу, *26*, *27*)

Включает сообщества с низким и разреженным древесным ярусом из сосны и березы, с травяно-кустарничковым и моховым ярусами, сложенными из олиготрофных и мезотрофных видов. Широкого распространения на болотах полуострова не имеет. Ее сообщества формируют узкую окрайку на ряде болот. На болоте Каянсуо значительные площади занимает растительность, которую можно рассматривать как динамическую ювенильную фазу (см. таблицу, *26*) этой ассоциации. Здесь идет сукцессия, направленная на образование данной растительности. Древостой еще не сформировался, но имеется полог подроста с покрытием 10—20 %.

Класс Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx. 43

Порядок Alnetalia glutinosae Tx. 37

Союз Alnion glutinosae Muller et Gors 58

Асс. Alnetum glutinosae—Sphagnosum Schwickerath 44.
(см. таблицу, *108*)

Согласно М. С. Боч (Боч, Смагин, 1993), описание следует отнести к субассоциации calletosum, которая образует широкую полосу по западному краю болота Большого, упирающегося в крутой и высокий склон моренной гряды. Водное питание этого участка осуществляется за счет поверхностного стока с самого болота, окружающего ландшафта, и, видимо, за счет выклинивания грунтовых вод. Описанное сообщество носит мезотрофный характер. Здесь имеется 4 яруса: древесный, 2 травяных и мохово-сфагновый.

Более подробная характеристика большинства перечисленных синтаксонов дана ранее для региона в целом (Боч, Смагин, 1993).

Описание болот Кургальского полуострова

Болото Кадер расположено к юго-западу от Кургальского п-ова, на его продолжении, уходящем узкой полосой между берегом залива и р. Россонью. Оно находится в плоском понижении между высокой дюнной грядой и слабо террасированным берегом р. Россонь. Это обширный болотный массив верхового типа, характерный для балтийской прибрежной болотной провинции, достигший озерковой стадии развития (Боч, Мазинг, 1979). Антропогенная трансформация растительного покрова, которая происходит на болоте и уже повлекла за собой изменение микро- и мезоландшафта, придает ему исключительно специфический облик. Фактор, вызвавший изменения экосистемы верхового болота, — евтрофикация, происходящая за счет переноса воздушным путем выбросов работающих на сланцах теплоэлектростанций северо-восточной Эстонии, ближайшая из которых — Балтийская (г. Нарва). Евтрофикация носит специфический характер, проявляющийся как в способе поступления евтрофентов, так и их химическом составе (Карофельд, 1991). Поступление их воздушным путем предопределяет более или менее равномерное распределение по площади болота. При этом на болото вносятся не азот и фосфор, которые обычно обусловливают антропогенное евтрофирование естественных экосистем, а кальций. Это придает изменениям в составе растительности более естественный характер, что проявляется в отсутствии здесь рудеральных видов, таких как крапива, марь, череда, что характерно при обогащении болот органикой. Следствием евтрофирования оказывается исчезновение ряда видов, типичных для верхового болота, прежде всего сфагновых мхов, и внедрение видов характерных для евтрофных болот, вследствие чего болото получает специфический облик. Изменения в составе произошли во всех растительных сообществах болота, но не в одинаковой степени. В меньшей мере они коснулись растительности положительных элементов микрорельефа (гряд, кочек), в большей — отрицательных (ковров, мочажин и озерков). Менее всего претерпела трансформацию растительность «лесного кольца».

Болото Кадер (Kaadersoo) — это болотная система, состоящая из слившихся в ходе развития отдельных (предположительно 2) болотных массивов, имеющих однообразную горизонтальную структуру растительного покрова (рис. 2). Она располагается в ложбине с ровным плоским дном. Глубина торфяной залежи по всей центральной части одинаковая — 4 м.

Окраинная сосново-кустарничково-сфагновая растительность (асс. Sphagnetum magno-pinosum) имеет обычный для региона видовой состав и внешний вид. Исключением является появление единичных экземпляров подроста *Populus tremula*, *Salix caprea*, *S. cinerea*. Единично встречаются *Carex cinerea*, *C. paupercula*, *Baeothryon alpinum*, *Cirsium palustre*, *Moneses uniflora*. По мере продвижения к центру болота древесный ярус изреживается и растительность приобретает комплексный характер. Становятся дифференцированными друг от друга кочки, покрытые сосново-кустарничково-сфагновой растительностью, и межкочья-ковры, ранее покрытые пушицево-сфагновой. В настоящее время характер растительности межкочий поменялся. Доминантом травяного яруса является *Baeothryon alpinum*, отмечены *Carex cinerea*, *C. paupercula*, *Eriophorum polystachion*. В моховом ярусе доминирует *Sphagnum angustifolium*, но появляются проплешины открытой поверхности торфа. В краевой части ГМК еще встречаются мочажины с сохранившимся сфагновым покровом. Однако более 95 % площади мочажин полностью лишены его. Моховой покров образуют гипновые и печеночные мхи *Warnstorfia exannulata* и *Riccardia chamaedryfolia*. Сфагновые мхи представлены в ничтожном количестве видами разных экологических групп. Например, *Sphagnum cuspidatum* — рудимент прежней растительности, а *S. squarrosum* — мигрант, характерный для низинных болот. Доминант травяного яруса мочажин — *Baeothryon alpinum*, содоминант — *Eriophorum polystachion*. Из типичных видов мочажин верховых болот здесь сохраняются *Rhynchospora alba*, *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*. Интересной находкой явился *Rhynchospora fusca*. Далее по направлению к центру болота появляются мочажины, покрытые красным ковром из росянки, в основном *Drosera anglica*. *Baeothryon alpinum* и *Eriophorum polystachion* доминируют в травяном ярусе и на

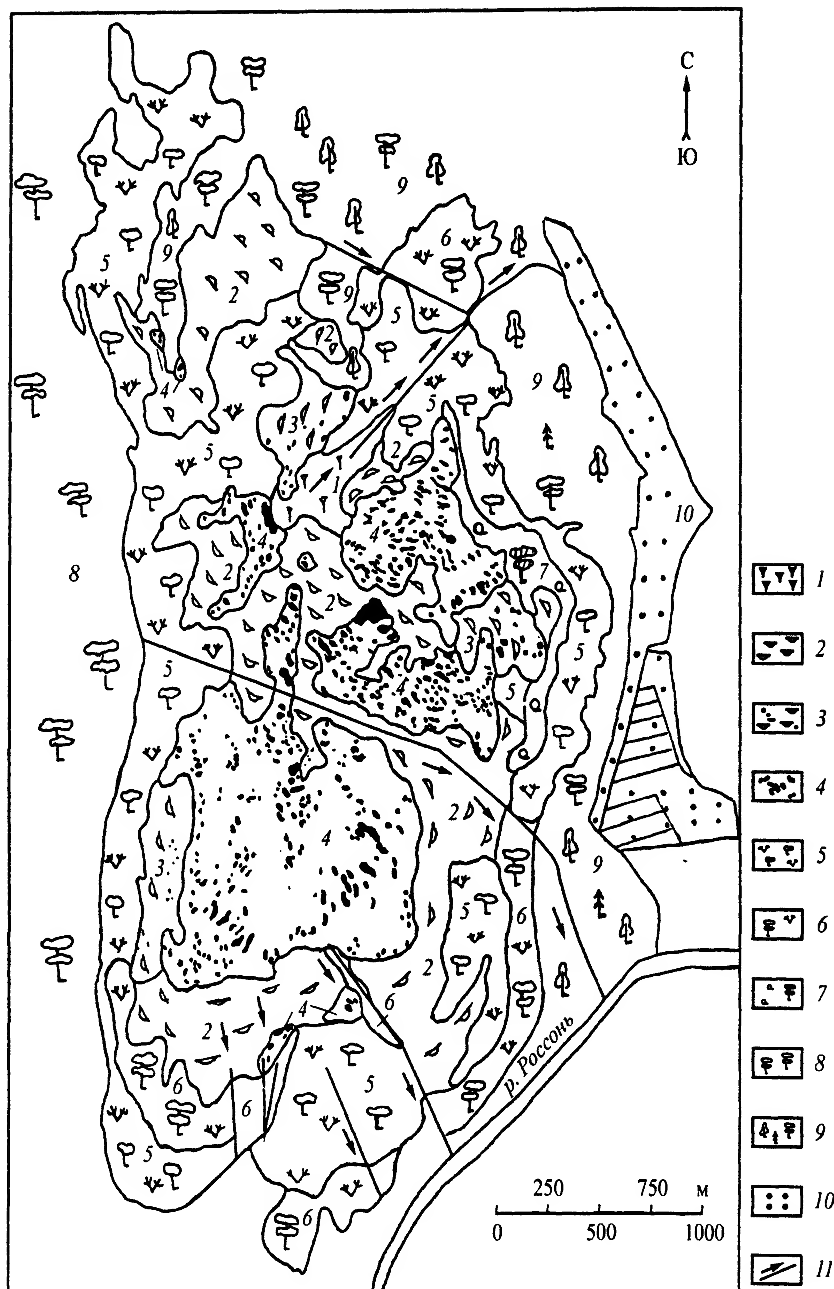


Рис. 2. Карта растительности болотного массива Кадер.

Болотная растительность: *1* — пухоносовая топь, *2* — грядово-мочажинный комплекс (ГМК): сосново-кустарничково-сфагновые гряды и пухоносово-сфагновые мочажины, *3* — ГМК с редкими озерками: сосново-кустарничково-зеленомошные гряды и пухоносовые мочажины, *4* — грядово-озерковый комплекс: сосново-кустарничковые гряды и озерки, *5* — сосново-кустарничково-сфагновая, *6* — окраинная сосново-крупноболотно-кустарничково-сфагновая. Лесная растительность: *7* — сосняк кустарничково-моховый, *8* — сосняк лишайниковый, *9* — хвойно-мелколиственный чернично-зеленомошный лес; *10* — сельскохозяйственные угодья; *11* — дренажные канавы и направления стока.

низких кочках. В небольшом количестве здесь же представлены все виды трав и кустарничков, характерных для данного местообитания. Сфагновый покров образован из *Sphagnum rubellum* и *S. papillosum*. На грядах внешний аспект растительности не имеет отличий от такового на естественных болотах. Разве что полог низкорослой сосны здесь гуще. Главное отличие — в моховом ярусе. Сфагновые мхи не являются доминантами, они представлены лишь в незначительном количестве. При этом наряду с типичными для гряд видами, такими как *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium*, встречаются *S. fimbriatum* и *S. squarrosum*. Моховой ярус образован в основном *Pleurozium schreberi*, покрытие 5 % и более имеет *Aulacomnium palustre*. В травяно-кустарничковом ярусе представлены все виды, характерные для гряд, но доминирует *Chamaedaphne calyculata*, что не типично для болот запада Ленинградской обл., и появились чужеродные виды *Baeothryon alpinum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Platanthera bifolia*. В мочажинах, под слоем из росянки, гипновых и печеночных мхов виден слой отмершего сфагнового мха. Над болотом висит запах разлагающейся органики. Происходит деградация поверхности верхового болота, главным образом, за счет водной эрозии, что является следствием гибели сфагновых мхов. Мочажины становятся озерками, между ними образуются протоки, они сливаются, формируя крупные вторичные водоемы. Водотоки пересекают и гряды, прорезая глубокие русла в пересохшем торфе, из которого сложены здесь верхние слои залежи. О разрушении гряд путем подмыва и расширении за их счет озерков свидетельствуют плавающие стволы сосны с торчащими из воды корнями. Дальнейшее развитие процессов расширения площади озерков и разрушения гряд и мочажин, на наш взгляд, приведет к образованию на месте болота крупного водоема. Растительность грядово-озеркового комплекса мало похожа на таковую болот, находящихся в естественном состоянии. Гряды покрыты сосново-кустарничковыми сообществами, которые можно встретить, причем редко, только на хорошо дренированных участках склонов болот. Сосна представлена древостоем 7—8 м выс. и с сомкнутостью крон 0.4. Кустарничковый ярус с покрытием 30—35 % образуют *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, в меньшей мере *Vaccinium uliginosum*, в нижнем подъярусе доминирует *Empetrum nigrum*. Отсутствует *Oxycoccus palustris*, побеги *Andromeda polifolia* единичны. Моховой покров образует *Pleurozium schreberi* (75 %) при участии *Hylocomium splendens*. Сфагновые мхи здесь не представлены. Эта растительность по характеру ближе к лесной, чем болотной, но отмечены лишь единичные особи черники. Резко отличны по растительности от естественного эталона и озерки. В естественных условиях они лишены водной растительности, здесь же прибрежно-водная растительность хорошо развита. Она представлена зарослями кувшинки (*Nymphaea candida*). По краям озерков и на островках, остатках разрушившихся гряд, узкой полосой, не образуя сообществ или формируя лишь микроценозы, произрастают *Carex pseudocyperus*, *C. acuta*, *C. diandra*, *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*, *Typha latifolia*, *T. angustifolia*, *Eleocharis palustris*, *Triglochin palustre*, *Comarum palustre*, *Thelypteris palustris*.

Обширная ковровая топь между северным и южным озерковыми комплексами ныне занята сообществом, внешний аспект которого создают пухонос и росянка. Мхи отсутствуют. На немногочисленных кочках, на которые приходится менее 5 %, сохранились остатки *Sphagnum magellanicum* с покрытием 5 %. Преобладает в моховом ярусе *Pleurozium schreberi*, с ним содоминирует *Aulacomnium palustre*. Покрытие 10 % имеет *Climacium dendroides*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Baeothryon alpinum* и *Chamaedaphne calyculata*. Здесь также отмечены *Carex serotina* и *Thelypteris palustris*.

Междюнные болота побережья Нарвского залива. В этом же районе, ограниченном берегом залива и руслами рек Россони, Мертвицы и Луги, имеется целый ряд небольших болот междюнных западин. Питание их происходит за счет атмосферных осадков и поверхностного смыва, почти со времени образования эти болота перешли к верховой стадии развития. Растительность болот однообразна (асс. Sphagnetum magno-pinosum). Древесный ярус образован сосной высотой 6 м, сомк-

нутость крон 0.3. В травяно-кустарничковом ярусе присутствуют *Calluna vulgaris* и *Rubus chamaemorus*, но доминирует *Chamaedaphne calyculata*. Глубина торфяной залежи 1—1.7 м, сложена верховым торфом, преимущественно древесно-сфагновым. Мы отмечали увеличение роли *Pleurozium schreberi* в моховом покрове. Однообразие растительного покрова нарушается лишь там, где болото пересекается ручьем. Здесь растительность имеет комплексный характер, большую часть площади занимают ковры с сообществом Caricetum lasiocarpae sphagnetosum papillosi, меньшую кочки — Menyantho-Sphagnetum magellanici. Это более молодая часть болота, мощность торфяной залежи не превышает 0.6 м. Кроме того, в описываемом районе изредка можно встретить мезотрофные и мезоевтрофные болота. Они приурочены к глубоким междюнным западинам, где происходит выход грунтовых вод. Такие болота покрыты тростниково-сфагновой растительностью, мощность торфяной залежи достигает 2 м.

Болото Каянсуо. Крупный болотный массив (площадь 461 га), расположенный на террасе недалеко от левого берега р. Луги, на высоте 7 м над ур. м. Это сравнительно молодое болото, достигшее только переходной стадии развития. Оно пострадало от попыток добычи торфа, несмотря на маломощность залежи. По всему периметру болото покрыто сетью осушительных каналов. Современной растительности болота свойственна «поясность» — по краю оно опоясано формирующейся растительностью облесенного болота (асс. Sphagnetum betulo-pinosum, ювенильная фаза). Подрост сосны высотой 1.5—2 м имеет покрытие 15—20 %. Отмечены отдельные деревья высотой до 5 м. Нижние ярусы полностью соответствуют типичному составу упомянутой ассоциации, доминируют *Betula nana*, *Carex lasiocarpa*, *Eriophorum vaginatum*, *Andromeda polifolia*, *Sphagnum fallax*. *Chamaedaphne calyculata*, типичной для ассоциации, здесь очень мало. Ее место заняла *Betula nana*, покрытие которой достигает 15 %. Центральная часть болота представляет собой ровное открытое пространство покрытое осоково-сфагновой растительностью (Caricetum rostratae sphagnetosum papillosi), местами пушицево-сфагновой (Sphagno-Eriophoretum polystachii sphagnetosum papillosi). Между центральным участком и окраинной полосой лежит широкий пояс комплексной растительности. Главным элементом комплекса, на который приходится 50—60 % площади, являются ковры-плато, возвышающиеся над поверхностью мочажин на 15—20 см. Мочажины имеют вид узких промоин-трещин и залиты слоем воды глубиной 5—15 см, на их долю приходится 5—10 % площади комплекса. Они заняты сообществами Menyantho-Caricetum limosae. Ковры покрыты все той же Caricetum rostratae sphagnetosum papillosi. Доля высоких кочек составляет 30—40 %. На них располагаются сообщества Menyantho-Sphagnetum magellanici, довольно много низкой *Pinus sylvestris* f. *Litwinowii*. Бросается в глаза плохое жизненное состояние *Sphagnum magellanicum*. Он уступает место в моховом ярусе *Polytrichum strictum* и *Pleurozium schreberi*, что, возможно, вызвано воздушным евтрофированием, но утверждать это не будем. Ближе к краю формирующегося лесного кольца, комплекс имеет другой вид. Большая площадь (45—50 %) приходится на долю низких ровных ковров с растительностью Caricetum rostratae sphagnetosum fallacis. Крупные кочки, аналогичные выше описанным, занимают 30—35 % площади. Ковры-плато имеют вид каймы, опоясывающей высокие кочки. На их долю приходится 20 % площади комплекса. *Betula nana* встречается и в центральной части болота, но редко и в небольшом количестве. Ее обилие в периферийной части, видимо, является следствием влияния осушительных каналов.

Болото Конновское. Это болотная система, состоящая из массивов разного типа и возраста. Западная часть — верховое грядово-озерковое болото. Восточная — склоновое переходное болото, питаемое грунтовыми водами, покрытое комплексной растительностью, с постепенно нарастающей к западу торфяной залежью. Болото располагается на западном склоне Кургальского плато, ниже оз. Белого, урез воды в котором находится на высоте 30 м над ур. м. Видимо, через болото проходит одно из русел подземного стока из озера (Исаченко, 2001). Узкой полосой шириной 10 м, буфером между лесом и болотом располагается растительность Sphagnetum betulo-pinosum. Спецификой ее является значительное участие в составе древостоя ели и

доминирование в травяном ярусе *Phragmites australis*. Далее располагается полоса шириной 50 м, которую следует отнести к переходной растительности Caricetum lasiocarpae. Древостой отсутствует, но *Betula pubescens* и *Pinus sylvestris* представлены достаточно обильным подростом. Эта растительность нами рассматривается как динамическая фаза Sphagnetum betulo-pinosum. В 80 м от края нами была описана растительность, по составу соответствующая асс. Menyantho-Sphagnetum magellanici, но местообитанием ее в данном случае является не свойственные ассоциации кочки, а ровный сухой ковер. Здесь довольно много низкорослой сосны высотой 1—2.5 м (покрытие 15 %), *Betula nana*, которая обильна в восточной части болота. Группа мезотрофных видов представлена немногочисленными экземплярами *Menyanthes trifoliata* и *Eriophorum polystachion*. Сообщество олигомезотрофное и носит переходный характер между асс. Menyantho-Sphagnetum magellanici и Chamaedaphne-Sphagnetum magellanici (betuletosum nanae). Среди ковра разбросаны небольшие западины, покрытые растительностью Sphagno-Eriophoretum polystachii sphagnetosum cuspidati. На их долю приходится не более 5 % площади. Глубина торфяной залежи составляет 1.5 м, в периферийной полосе — 0.5 м. Далее на запад растительность приобретает отчетливо выраженный комплексный характер. Кочки, занимающие 30 % площади, покрыты той же Menyantho-Sphagnetum magellanici, на отдельных, наиболее высоких кочках, располагаются сообщества Ledo-Sphagnetum fusci. Главным элементом, покрывающим 50 % площади, являются ковры с растительностью Sphagno-Eriophorum polystachii sphagnetosum papillosi. Узкие, залитые водой мочажины, заняты сообществами Menyantho-Rhynchosporetum albae. Далее комплекс вновь состоит из 2 элементов — исчезают кочки. Плато-ковры занимают 60 %, а мочажины — 40 % площади комплекса. Их растительность остается прежней, мощность торфяной залежи достигает 1.8 м. От южного берега болота комплекс отделен широкой полосой Caricetum rostratae sphagnetosum papillosi. Вдоль берега тянется узкая полоска тростниково-сфагновой растительности. Внешний аспект северной половины болота создают заросли тростника. Растительность носит комплексный характер. На коврах-плато (85 % площади) располагаются сообщества Phragmites australis—Sphagnum papillosum, в промоинах-мочажинах (15 %) — Phragmites australis—Utricularia intermedia. По направлению к западу вдоль центральной оси болота происходит нарастание мощности торфяной залежи, она достигает и превышает 2.5 м, изменяется характер растительности, комплекс сначала приобретает более отчетливо выраженный мезотрофный характер, затем становится гетеротрофным. Соотношение меняется в сторону увеличения мочажин, на их долю приходится 60 % площади. Гряды возвышаются над мочажинами на 20—25 см. В мочажинах становится обильной *Menyanthes trifoliata*, а из группы видов диагностических для Caricion lasiocarpae наиболее заметны *Utricularia intermedia* и *Eriophorum polystachion*. Появляется в большом количестве *Baeothryon alpinum*. По мере движения с востока на запад гряды покрыты растительностью Menyantho—Sphagnetum magellanici, затем — Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici callunetosum vulgaris. В сообществах обильна *Betula nana*, (ее покрытие достигает 30 %), она замещает отсутствующую здесь *Chamaedaphne calyculata*. Мочажины заняты сообществами Menyantho—Rhynchosporetum albae. В комплексе с Menyantho—Sphagnetum magellanici отмечены сообщества с очень обильными *Rhynchospora alba* (покрытие 30 %), *Menyanthes trifoliata* (15), *Baeothryon alpinum* (10), *Drosera anglica* (10), *Utricularia intermedia* (30 %). В комплексе с Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici встречаются мочажины с растительностью ассоциаций разных союзов — Menyantho—Rhynchosporetum albae и Sphagno—Rhynchosporetum albae (sphagnetosum cuspidati). Причем сообщества обеих имеют переходные черты. Далее наблюдается подъем поверхности болота и начинается полоса, занятая растительностью «лесного кольца» Sphagnetum magno-pinosum. Сосна здесь представлена подростом высотой 1—2 м, деревьев высотой 4.5—5 м очень мало. По составу всех ярусов растительность соответствует западной субассоциации callunetosum vulgais, среднетаежному викарианту (*Betula nana*). Ширина полосы 100—150 м. Она маркирует границу между восточным и западным массивами. За ней вновь

начинается ГМК. Гряды широкие, до 25 м, занимают 60 % площади комплекса и покрыты растительностью Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici callunetosum vulgaris, отличающуюся от типичной растительности ассоциации полным отсутствием кассандры и подавляющим доминированием *Calluna vulgaris* (покрытие до 60 %). В мочажинах располагаются по-прежнему сообщества Sphagno—Rhynchosporetum albae (с несвойственной *Eriophorum polystachion*), но меняется доминант мохового яруса, теперь это *Sphagnum jensenii*. Всю центральную часть массива занимает ГОМК, но мочажин очень мало. Растительность гряд остается прежней. Обращает на себя внимание постоянно встречающийся *Dactylorhiza maculata*. Мочажины, которые представляют собой перемычки между озерами, заняты очеретниково-сфагновыми сообществами, но к *Eriophorum polystachion* добавляется столь же не свойственный ассоциации *Baeothryon alpinum*. Снова меняется доминант мохового яруса: *Sphagnum balticum*. Озерки растительности лишены, глубина воды в них 0.5 м и более. Вдоль их края неширокой каймой (1.5 м) располагаются сообщества Andromeda polifolia—Sphagnum rubellum. От западного берега ГОМК отделяется полосой шириной 100—150 м, занятой той же растительностью, что и на грядах. К юго-западу от упомянутого болота, в лесу недалеко от д. Гакково, было встречено небольшое болото, большая часть которого покрыта также растительностью Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici callunetosum vulgaris, а в центральной части есть промоины-мочажины с сообществом Eriophorum polystachion—Warnstorfia exannulata, в составе которого присутствует *Scirpus lacustris*.

Болото Большое. Среди моренных гряд в центральной части Кургальского плато расположен ряд болотных массивов, объединяемых общим названием «Болото Большое». Иногда это название относят только к болотам, расположенным в западной части, а находящееся к северу от оз. Белое выделяют под названием Березовское (Исаченко, 2001). Последней точки зрения придерживаемся и мы. Полностью обследовать всю территорию этих болот нам не удалось, исследования были проведены выборочно на западном массиве Большого болота, ближайшем к пос. Тисколово и в южной части болота Березовского.

Болота располагаются в глубоких западинах между моренными грядами, сложенными суглинками, что создает условия для образования лагга, который во многих частях болота хорошо выражен. Так, вдоль западного берега болота Большое шириной до 100 м тянется сфагновый черноольшанник, довольно топкий. Толщина слоя торфа здесь не превышает 0.5 м. Высота древостоя 10—15 м, сомкнутость крон 0.4, сложен он *Alnus glutinosa* с небольшой примесью *Betula pubescens*. Сомкнутый травяной ярус образуют *Phragmites australis* и *Calla palustris*, моховой — мезотрофный *Sphagnum fallax*. За черноольшанником следует широкая полоса осоково-сфагновой растительности (Caricetum lasiocarpae sphagnetosum angustifolii), глубина торфяной залежи под ней достигает 1.2 м. Их разделяет узкая экотонная полоса, где поверх осок имеется разреженный ярус тростника и подроста черной ольхи. Середина болота занята коврово-кочкарным комплексом, с равным соотношением по занимаемой площади между кочками и коврами. Ковры заняты Caricetum lasiocarpae sphagnetosum fallacis, кочки — Menyantho—Sphagnetum magellanici. Глубина торфяной залежи достигает 1.8 м. На кочках везде обильна *Betula nana* (в меньшем количестве присутствует *Chamaedaphne calyculata*). Далее по направлению к крупному острову смены растительности симметрично повторяются, лишь лагг и соответственно черноольшанник выражены слабее. От острова в северо-западном направлении отходит полоса сосново-кустарничково-сфагновой растительности (Sphagnetum magno-pinosum) шириной 100 м, отделяющая друг от друга участки болота с мезотрофной осоково-сфагновой растительностью. Это не заболоченная минеральная грива. Мощность торфяной залежи под ней 2 м. В составе этой растительности отсутствует *Calluna vulgaris* и обильна *Chamaedaphne calyculata*, отмечена *Betula nana*. Примечательно, что на кочках в центре массива вереск встречается постоянно и обильно. К востоку от острова опять чередуются узкая полоса черноольшанника, Caricetum lasiocarpae sphagnetosum fallacis, шириной 50 м, в пределах полосы

мощность торфяной залежи достигает 1.2 м. За ней простирается на большое расстояние ровный ковер, покрытый сообществом Eriophorum vaginatum—Sphagnum angustifolium, содоминантом пушицы является *Betula nana.*

Болото Березовское (восточная часть Большого). Находится в западине между моренными грядами и в виде узкой полосы шириной до 600 м вытянуто с юга на север на 3 км. Ранее болото было окружено черноольховым лаггом, в настоящее время он осушен, а расположенные вдоль подножья склонов черноольховые сообщества претерпели изменения. Окрайки болота довольно крутые, можно заметить подъем поверхности болота (Богдановская-Гиенэф, 1928б). На расстоянии не более 100 м происходит подъем на 1.5—2 м, за которым начинается ровное плато, переходящее в ГМК. При этом гряды как бы вкраплены среди гряд-плато. Возвышение поверхности плато над мочажинами довольно значительно, мочажины внешне похожи на эрозионные западины болот Балтийской прибрежной провинции, а глубокие каналы выполняют роль ложбин стока. Особенностью мочажин является наличие бордюра из низких краев наползающих на них гряд, являющихся 3 элементом комплекса, на долю которого приходится 20 % площади, сколько и на сами мочажины. Комплекс занимает большую часть южного массива болота, которое представляет собой систему, состоящую из массивов, частично слившихся путем заболачивания разделяющих их грив, частично разделенных ими в виде цепочек островов и полуостровов. В южной части болота мезотрофная растительность, представленная асс. Caricetum lasiocarpae, занимает лишь глубоко врезанный в берег узкий залив. Склон болота покрыт сообществом Eriophorum vaginatum—Sphagnum angustifolium, где содоминантами пушицы в травяно-кустарничковом ярусе являются *Calluna vulgaris* и *Betula nana.* Особенностью этих сообществ, несомненно, имеющих олиготрофный характер, является повсеместное присутствие в их составе чахлого 1.5-метрового подроста *Alnus glutinosa.* Растительность центрального плато—гряд относится к асс. Ledo-Sphagnetum fusci, но здесь просматриваются некоторые черты, сближающие ее с растительностью западной асс. Sphagnetum magellanica, а именно доминирование в кустарничковом ярусе *Calluna vulgaris* на фоне доминирования в моховом ярусе *Sphagnum magellanicum* и появления в заметном количестве *S. rubellum.* Но здесь отсутствует *Baeothryon cespitosum*, встречается *Chamaedaphne calyculata*, а также в значительном количестве *Betula nana.* В моховом ярусе наблюдается содоминирование 3 видов: *Sphagnum magellanicum*, *S. fuscum*, *S. angustifolium.* Покрытие сосны (1.5 м) — 15 %. Лишайники почти не представлены. Низкие края гряд, надвигающиеся на мочажины, покрыты Andromeda polifolia—Sphagnum rubellum, мочажины — Caricetum limosae sphagnetosum baltici с доминированием *Eriophorum vaginatum.* Во многих мочажинах сфагновый ярус отсутствует и на открытой поверхности торфа произрастают разреженные группировки растений, где наиболее заметны *Rhynchospora alba*, *Drosera anglica*, *Andromeda polifolia*, встречен здесь и *Baeothryon alpinum.* В мочажинах, пересекаемых каналом, произрастают *Eriophorum polystachion*, *Carex paupercula.* И. Д. Богдановская-Гиенэф (1928б) считала «выпуклину» (название автора) Кургальского болота типичным примером регенеративного комплекса. Северную часть Березовского болота мы не посещали, но, анализируя материалы аэрофотосъемки, можно сделать вывод, что она, подобно западным массивам Большого, покрыта мезотрофной осоково-сфагновой растительностью. Согласно исследованию Богдановской-Гиенэф (1928б), максимальная глубина торфяной залежи достигает лишь 2.5 м, при этом верхняя половина ее сложена пушицево-сфагновым торфом, нижняя — осоково-древесным.

На террасах восточного склона Кургальского плато имеются небольшие болота, по форме и растительности (сосново-кустарничково-сфагновой) напоминающие уже рассмотренные междюнные. Здесь есть болота и смешанного питания, получающие подпитку выклинивающимися грунтовыми водами и имеющими четко выраженную форму склоновых болот. Поверхность их имеет резкий уклон и в ряде мест пересекается сбегающими ручьями. Большая часть их площади покрыта Sphagnetum betulo-pinosum, представлены обе ее субассоциации: преобладают сообщества eriop-

horeto-fruticuletosum, в местах же интенсивного поступления грунтового питания — menyanthetosum. Вдоль русла ручья растительность имеет комплексный характер, кочки покрыты сообществами Menyantho—Sphagnetum magellanici, межкочья — Baeothryon alpinum—Sphagnum flexuosum. На обоих элементах комплекса внешний аспект создает обильный *Baeothryon alpinum.*

Кроме болот Кургальского п-ова был обследован и ряд болот соседней части приморской низменности, лежащей к востоку от р. Луги.

Описание болот Приморской низменности к востоку от р. Луга

Болото у оз. Леший. Болото окружает оз. Леший с 3 сторон (севера, запада и востока). Наиболее крупный массив примыкает к нему с севера. Большая часть его площади покрыта однообразной растительностью асс. Ledo—Sphagnetum fusci. Внешний аспект создает сосна, высота ее не превышает 2 м. *Calluna vulgaris* обилен, но теряется на фоне доминирующего *Empetrum nigrum.* В моховом ярусе господствует *Sphagnum fuscum.* Ни лагг, ни даже прибрежная полоса мезотрофной растительности здесь не выражены. Вблизи берега озера растительность имеет комплексный характер: ковры с сообществами Eriophoretum polystachii занимают 90 % площади, кочки Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici и промоины-мочажины Menyantho—Caricetum limosae по 5 %. Комплексный характер имеет растительность и в пределах широкой полосы, идущей на северо-запад вдоль ручья, вытекающего из озера. Низкие плоские участки, составляющие 50 % комплекса, не имеют сфагнового покрова, по открытой поверхности торфа произрастает *Rhynchospora alba.* Лето 2001 г. было очень сухим, видимо, обычно эти места залиты водой. Возвышающиеся над ними на 15 см ковры — плато (45 % площади) покрыты сообществами Baeothryon alpinum—Sphagnum papillosum. На высоких кочках (5 %) растительность та же, что в прибрежном комплексе. Вдоль этой «проточной» топи тянется сосново-кустарничковое сообщество, где сфагновые мхи уступили место *Pleurozium schreberi.* Высота сосны не превышает 5 м, сомкнутость крон 0.3. В кустарничковом ярусе доминирует *Ledum palustre.*

Болота вблизи ж.-д. ст. Косколово, на середине перегона между реками Хабоdo ловкой и Лужицей. Собственно это одно болото, разделенное ж.-д. полотном на 2 части, расположенное в ложбине между 2 бывшими береговыми валами. Образовалось путем зарастания озера, остатки которого сохранились до сих пор в виде небольших окнищ воды. Они занимают 10—25 % площади в центре открытой части болота, где торфяная залежь имеет максимальную мощность — 3 м. Нижние 0.5 м сложены низинным тростниковым торфом с многочисленными остатками хвоща и зерен вахты. Озерки заняты сообществами Menyantho—Rhynchosporetum albae. В значительном количестве произрастает *Nymphaea candida*, а также не образующий ярус *Sphagnum pulchrum.* Ковры, занимающие 75—90 % площади комплекса, покрыты Caricetum rostratae sphagnetosum papillosi. На фоне ковра изредка возвышаются кочки с сообществами Ledo-Sphagnetum fusci. С севера болото граничит с валом, имеющим крутой склон. Между описанным комплексом и лесом лежит полоса шириной 10—15 м, занятая болотной растительностью, имеющей экотонный характер. Для нее характерен мелкокочковатый рельеф. Здесь присутствуют лесные виды, внешний аспект создает вереск, о переходном характере растительности можно судить по составу мохового яруса: *Sphagnum magellanicum*, *S. papillosum*, *S. pulchrum*, *S. fuscum*, *S. angustifolium*, *Polytrichum strictum.* Мощность торфяной залежи нарастает сразу от края и в середине этой полосы превышает 2 м. Ширина центральной части болота 40—70 м. В южном направлении болото простирается еще на 200 м, но характер растительности и торфяной залежи здесь иной. Весь этот участок покрыт сообществами Sphagnetum betulo-pinosum menyanthetosum (древостой образует исключительно сосна), мощность залежи (в 50 м от края срединного комплекса) 1.4 м, нижние слои сложены древесно-осоковым торфом, т. е. здесь имело место более позднее заболачивание прилегающих к озеру участков леса, расположенных на

пологом склоне. К юго-западу от ж.-д. полотна открытая часть болота расширяется. Озерки занимают 40 % комплекса и покрыты сообществами Menyantho—Caricetum limosae, ковры — Caricetum rostratae sphagnetosum papillosi.

Подчеркнем, что все болота полуострова не похожи друг на друга, и это чрезвычайно затрудняет проведение их типологии и составление общей характеристики болот района. Эти трудности вызваны как естественными причинами, специфическим географическим положением района, близким к островному, недавней трансгрессией Балтийского моря и соответственно молодостью сухопутной истории значительной части территории, так и сильным и разнообразным по характеру антропогенным воздействием.

Заключение

Основные особенности болот полуострова следующие: 1) как минимум половина площади приходится на олигомезотрофные и мезотрофные переходные болота; 2) среди переходных болот преобладают участки с комплексной растительностью (кочкарно-ковровые, кочкарно-коврово-мочажинные, ковроро-мочажинные), доминантом мохового яруса на большей части этих болот является *Sphagnum papillosum.* Во многом они сходны с болотами Южного Приладожья; 3) на болотах полуострова обычен гипоарктический вид *Betula nana*, причем он здесь чаще встречается на переходных болотах и часто является доминантом; 4) среди верховых болот наиболее распространенным типом являются небольшие междюнные и межгрядовые сосново-кустарничково-сфагновые болота на неглубокой торфяной залежи с характерным для западных районов Лениградской обл. совместным произрастанием (и содоминированием) *Calluna vulgaris* и *Chamaedaphne calyculata.* Часто встречаются и болота смешанного типа, где среди участков верхового болота имеются участки переходных с осоково-сфагновой или комплексной растительностью; 5) лишь отдельные массивы на склонах плато в центре полуострова достигли грядово-мочажинной и грядово-озерковой стадии развития, при этом растительность гряд имеет более западный, не типичный для Ленинградской обл. характер. Доминантом кустарничкового яруса является *Calluna vulgaris*, мохового — *Sphagnum magellanicum.* Но *Sphagnum rubellum* — обычный содоминант *S. magellanicum* на болотах Балтийской прибрежной провинции на грядах, как правило, не представлен; 6) встречаются болота по форме, в миниатюре, напоминающие прибалтийские платообразные с крутым склоном, ровной поверхностью центральной части. Мочажин на них мало, они напоминают эрозионные западины прибалтийских болот. Болота расположены в самом центре полуострова, в наиболее возвышенной его части; 7) болота полуострова претерпели и претерпевают сильное антропогенное воздействие. В недавнем прошлом это была осушительная мелиорация и прямое физическое повреждение или уничтожение при добыче торфа и строительстве линейных сооружений. Сейчас — евтрофикация за счет переноса воздушным путем выбросов тепловых электростанций сопредельного государства.

Юго-западная часть Ленинградской обл., примыкающая к южному берегу Финского залива, относилась Ю. Д. Цинзерлингом (1934) и Н. Я. Кацом (1948) к Ленинградской приморской провинции торфяников с лишайниковыми грядами, мочажинами и озерками. М. С. Боч и В. В. Мазинг (1979) отнесли ее к Балтийской прибрежной провинции зоны выпуклых верховых болот, объединив с Эстонско-Латвийской приморской провинцией Н. Я. Каца, хотя болота этой части побережья Финского залива отвечают далеко не всем признакам болот провинции, приводимых авторами при ее описании. Согласно классификации болотных массивов, выполненной Т. К. Юрковской (1992) в целях геоботанического картографирования, данная территория рассматривается как зона господства типа «вересково-пушицево-лишайниково-сфагновых болот с денудированными мочажинами в центре, с вторичными озерками и сфагновыми мочажинами на склонах и с периферийным рядом мезотрофных ассоциаций». Согласно районированию болот Северо-Запада (Боч, Смагин, 1993), рассматриваемая нами территория отнесена к Лужско-Нарвскому болотному району, включающему

болота Прилужской и западной части Приморской низменности и Куровицкого плато. Накопление новых данных ставит вопрос об уточнении, пересмотре границ ряда районов. В частности, полученные нами данные дают основание для выделения территории Кургальского п-ова в отдельный болотный район: молодых переходных осоково-сфагновых болот с комплексным характером растительности и верховых болот, редко где достигших грядово-мочажинной стадии, характерной для господствующего типа болот Лужско-Нарвского района. Район включает в себя только Кургальский п-ов, его граница — р. Луга от устья до изгиба и поворота русла на юг у д. Струпово, далее по линии, проведенной строго на запад до берега Нарвского залива. Лежащие к югу и западу от этой линии болота, в том числе Кадер, относятся к Лужско-Нарвскому болотному району.

Благодарности

Авторы выражают признательность Санкт-Петербургскому научному Центру РАН за финансовую поддержку экспедиции, а также Н. М. Калиберновой за участие в полевых исследованиях, помощь и консультации в ходе подготовки данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богдановская-Гиенэф И. Д. Естественные районы северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергофск. естественно-научн. ин-та. 1928а. № 5. С. 103—118.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Растительный покров верховых болот русской Прибалтики // Тр. Петергофск. естественно-научн. ин-та. 1928б. № 5. С. 265—377.

Боч М. С. Сообщества из *Sphagnum fuscum* и *Sphagnum magellanicum* на болотах Северо-Запада РСФСР: опыт классификации // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 2. С. 95—108.

Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 188 с.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Водно-болотные угодья России. М., 1998. Т. 1. С. 41—45.

Волкова Е. А., Галанина О. В., Макарова М. А., Храмцов В. Н. Очерк растительности района Лужской губы Ленинградской области // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 21—38.

Глазкова Е. А., Бубырева В. А. Флора Кургальского полуострова. СПб., 1997. 164 с.

Исаченко Г. А. Геологическое строение и рельеф территории // Комплексное картографирование природной среды побережья Финского залива (район Лужской губы). СПб., 2001. С. 16—20.

Карофельд Э. К. Влияние атмосферного загрязнения на некоторые охраняемые верховые болота северо-восточной Эстонии. Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Л., 1991. С. 63—66.

Кац Н. Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М., 1948. 320 с.

Комплексное картографирование природной среды побережья Финского залива (район Лужской губы). СПб., 2001. 140 с.

Смагин В. А. Болотные сосняки на Северо-Западе РСФСР // Бот. журн. 1988. Т. 76. № 2. С. 255—263.

Смирнова З. Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергофск. естественно-научн. ин-та. 1928. № 5. С. 119—264.

Торфяные месторождения. Ленинградская обл. М., 1980.

Чернова-Лепилова Г. К. Верховые торфяники Куровицкого плато // Тр. Петергофск. естественно-научн. ин-та. 1928. № 5. С. 378—404.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР // Тр. Геоморфолог. ин-та. 1934. Вып. 4. 378 с.

Юрковская Т. К. География и картография растительности болот европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с.

SUMMARY

Results of studies of mire vegetation on Kurgalsky Peninsula are presented in the paper. Kurgalsky Peninsula has been defined as a Ramsar site. Its wetlands have an international importance. Mires of surroundings of the Luga Bay were taken into account as well. 150 releves of mire vegetation have been classified according to the ecological-floristic method. A synoptic table and short characteristics of syntaxa are given. A large-scale map of Kaadersoo Bog has been made. Some problems of mire regionality are discussed.

Human impact in the form of air pollution has an influence on the vegetation structure and species composition of mire ecosystems in the area under study.

УДК 581.524:577.4 Бот. журн., 2003 г., т. 8, № 5

© Д. М. Мирин

КОМПЛЕКСЫ ФИТОЦЕНОЗОВ В ДОЛИНАХ РУЧЬЕВ

D. M. MIRIN. PLANT COMMUNITY COMPLEXES IN STREAM VALLEYS

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Факс: (812) 328-14-72
E-mail: mirin_denis@mail.ru
Поступила 18.02.2002

Описаны комплексы фитоценозов на продольном и поперечном профилях долин разного строения на северо-западе России. В большинстве типов долин сомкнутость травостоя и участие высокотравья возрастают вниз по течению. Усиление аллювиальности способствует распространению в сообществе вегетативно подвижных мхов, трав, кустарников и деревьев. Для многих долин отмечено увеличение трофности местообитаний вниз по течению, особо значимо увеличение содержания подвижного азота. В долинах с увеличивающимся уклоном русла выраженность дна уменьшается вниз по течению, аллювиальность отсутствует, увеличивается обилие крупных папоротников, снижается обилие сфагновых и политриховых мхов, древостой становится более разреженным.
Ключевые слова: леса, долины ручьев, ландшафтные комплексы, растительные профили.

Долины ручьев представляют собой довольно сложные геоморфологические структуры, образованные деятельностью постоянного или временного поверхностного водотока. В зависимости от типа, протяженности долины, ее гидрологических и гидрохимических особенностей и характера водораздельных прилегающих пространств формируются различные комплексы биогеоценозов с более или менее специфичными флорой и фауной и своеобразными типами фитоценозов.

В отличие от относительно автономных биогеоценозов водораздельных пространств экосистемы долин ручьев практически всегда образуют более или менее жесткие комплексы, строение которых обусловлено закономерностями варьирования экологических режимов в ландшафте долины. Изменение экологических условий на поперечных и продольных профилях долин связано как с различиями в рельефе (положение относительно дна и склонов, крутизна склонов, форма долины, размер долины и т. п.) и гидрологии (глубина локального базиса эрозии, уровень грунтовых вод, устойчивость и переменность водного режима, водно-воздушный режим почв и связанные с ним окислительно-восстановительные условия), так и с обменом между экосистемами одного комплекса веществами и зачатками. На ряд характеристик биогеоценозов долин ручьев оказывает существенное влияние принос веществ с водоразделов. Поэтому долинные ландшафты получили название геохимически сопряженных (с ландшафтами водораздельных пространств). На закономерности организации комплексов биоценозов в долинах рек и ручьев, обусловленные перераспределением веществ и обменом зачатками преимущественно внутри этих комплексов, обратил внимание В. Н. Беклемишев (1956), назвавший их архитектоническими комплексами биоценозов. Развиваясь в весьма контрастных экотопах, биоценозы долин тесно связаны между собой. В некоторых случаях условия долины ручья приводят к формированию «микропоясности», отдельные элементы которой сходны с высотными поясами. А. А. Корчагин (1940) высказал предположение о наличии в долинах предгорий Урала обратной поясности (на склонах долин темнохвойный лес, в верхней части дна — березовое редколесье, в нижней части дна — луга). Но формирование редколесий и лугов на дне долин ручьев связано с совершенно другими факторами, чем в субальпийском и альпийском поясах, и типы приручьевых лугов и редколесий не имеют аналогов в высокогорной растительности.

Несмотря на распространенность, комплексы биоценозов долин ручьев совершенно не изучены. Для выявления особенностей архитектонических комплексов фитоценозов долин ручьев северо-запада России были проанализированы их поперечные и продольные почвенно-растительные профили.

Материал и методика

Материал был собран в полевые сезоны 1998—2000 гг. в районах Ленинградской обл. и Устьянском р-не Архангельской обл. Проведено описание 6 трансект шириной от 20 до 80 м, длиной от 30 до 120 м. Трансекты начинались на краю водораздела или на террасе и проходили через дно долины ручья. Для всех трансект составлены картосхемы растительности. Одна долина описана и схематично закартирована полностью. Выполнено 40 описаний растительности дна долин ручьев с закладкой пробных площадей для расчета плотности древостоя и соотношения пятен напочвенного покрова, при этом для нижних ярусов лесных сообществ и возобновления древостоя в границах естественных контуров. Описание растительности на трансектах проведено в границах естественных контуров одного или двух уровней. В случае выделения контуров двух уровней древостой описан на контурах более высокого уровня, в пределах которых были выделены более мелкие пятна напочвенного покрова. Площадь контуров измерена. Всего описано 128 контуров.

Геоботанические описания выполнены по стандартной методике (Ипатов, 1998) с указанием положения контура в рельефе, крутизны склона, удаления от русла ручья, высоты над локальным базисом эрозии и положения описываемого фитоценоза в растительном покрове. В большинстве описанных контуров были сделаны морфологические описания почвенных разрезов и взяты образцы почв для анализов из основного корнеобитаемого горизонта почвенного профиля. Для оценки влияния древостоя на нижние ярусы растительности использованы такие параметры, как сомкнутость и сквозистость древесного полога (Ипатов и др., 1979).

Для оценки биоразнообразия были использованы индекс Шеннона ($H' = -\sum p_i \ln p_i$, где p_i — доля проективного покрытия i-го вида от суммарного проективного покрытия), количество видов травяно-кустарничкового яруса, количество видов мохового яруса (Мэгарран, 1992). Для изучения экологической структуры напочвенного покрова фитоценозов были использованы шкалы Г. Элленберга и Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974).

Было проведено наблюдение сезонной динамики растительности нескольких типов приручьевых лесов в течение одного сезона на 36 площадках размером 2 м^2, организованных в 5 трансект. В течение вегетационного периода 1998 г. травяно-кустарничковый ярус на этих площадках был описан 4 раза: в конце мая, конце июня, конце июля и в середине сентября. В мае и сентябре при описании было указано положение вегетативных органов основных видов. Одновременно с описанием растительности было выполнено четырехкратное описание градиента влажности почвы в верхних 30 см на вертикальном профиле рядом с учетной площадкой и измерен окислительно-восстановительный потенциал в почве на глубине 5—7 см. При работе на одной из трансект в мае параллельно было проведено измерение максимальной суточной температуры в 7 точках поперечного профиля долины ручья от края водораздела до русла ручья на протяжении недели. В период измерения температуры обращалось внимание на фенофазы *Luzula pilosa* и *Vaccinium myrtillus* в разных частях долины ручья. Эти растения потому были выбраны для наблюдений, что в данное время они либо зацветали (ожика), либо развертывали листья (черника), и можно было отмечать изменение в состоянии растений с точностью до 1—2 дней.

Определение механического состава мелкозема произведено по методу Качинского (Практикум..., 1980). Подготовка почвы к механическому анализу проведена пирофосфатным методом. Для определения актуальной кислотности образцов почвы и подстилки был использован потенциометрический метод. В полевых условиях кислотность и окислительно-восстановительный потенциал почвы определены при помощи переносного pH-метра-милливольтметра. Определение содержания аммонийного азота проведено калориметрическим методом с реактивом Несслера. Для извлечения обменного аммония был использован метод Чачигина (Агрохимические..., 1975). Определение содержания калия и кальция проведено пламенно-фотометрическим методом в подготовленных по методу Кирсанова солянокислых вытяжках (Агрохимические..., 1975).

Результаты и обсуждение

Поперечные профили долин

Долины ручьев, пересекающие песчаные междуречья с глубоким уровнем грунтовых вод, имеют очень крутые склоны (более 20°) и резко отличаются по гидрологическому режиму, почвам и растительности от окружающих территорий. Влияние глубокой (7—9 м) долины ручья на биогеоценозы водораздела, представляющие собой зеленомошно-лишайниковые сосняки, сказывается на расстоянии около 10 м от бровки долины (рис. 1, *1*). Вблизи крутого склона долины, видимо за счет «эффекта воронки» (подтягивания водных растворов по гигроскопичной поверхности вверх по крутому склону), происходит улучшение почвенных режимов водного и минерального питания растений, ослабевает выраженность подзолистого процесса. Как следствие, появляется густой подрост ели, в древостое увеличивается примесь *Betula pendula*, появляются мезотрофные и олигомезотрофные мезофильные виды травяно-кустарничкового яруса (*Convallaria majalis*, *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium* и др.). Увеличиваются количество опада и толщина подстилки. Из-за затенения и стабилизирующего влияния на водный и температурный режимы на поверхности почвы синузии ели в мохово-лишайниковом ярусе происходит почти полное вытеснение лишайников мхами (рис. 1, *2*). На более поздних стадиях сукцессии (при отсутствии низовых пожаров) ель в десятиметровой полосе края водораздела вдоль бровки крутого склона долины выходит в первый ярус древостоя и формирует вместе с сосной очень густые мертвопокровные леса (сомкнутость 0.9—0.95, густота около 1400 деревьев на гектар высотой от 15 до 28 м, 42 м²/га, возраст ели 80—100 лет; третий ярус высотой 7—10 м имеет густоту 380 деревьев на га, сухостой ели и сосны — тоже 380 стволов на га суммарной площадью сечения 6 м²/га) (рис. 1, *7*; рис. 2). Образование столь сильно перезагущенных древостоев у бровки долины можно предположительно объяснить несколькими факторами. Во-первых, на эту территорию поступает из долины ручья очень большое количество жизнеспособных семян ели. Во-вторых, основная часть деревьев ели появляется сразу после пожара, и первые годы, пока не вымоется и не израсходуется на питание растений зола, конкуренция за зольные элементы значительно ослаблена. В-третьих, фитоценозы у края крутых склонов формируются в специфических экологических условиях, в чем-то сходных с условиями опушки, — слабое притенение со стороны долины и светлого сухого сосняка, дополнительный приток питательных веществ со стороны обоих граничных сообществ при меньшей отдаче от «опушечной» экосистемы (в данном случае поступление более легко распространяющегося соснового опада из сухого сосняка при меньшей отдаче елового опада, подпитка из долины ручья за счет «эффекта воронки» при значительно ослабленном промывном режиме на краю водораздела). Видимо, из-за очень сильного перехвата осадков кронами деревьев и мощной подстилкой и за счет формирования при весеннем переувлажнении промежуточного водоупорного ортзандового горизонта на небольшой глубине промывной режим и соответственно подзолистый процесс в почвах этих мертвопокровных сосново-еловых фитоценозов ослаблен. Вместо подзолов, характерных для ближайших водораздельных участков, занятых сухими сосняками, здесь формируются подбуры без подзолистого горизонта или с очень маломощным (до 2 см) фрагментарным подзолистым горизонтом. На краях сухих песчаных водоразделов у края долин со склонами средней крутизны (15—20°) формируются березо-сосняки с елью чернично-бруснично-зеленомошные с заметным участием видов теневого и борового разнотравья (*Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Convallaria majalis*, *Pteridium aquilinum*, *Diphasiastrum complanatum*). У края заболоченных песчаных водоразделов влияние долины ручья отчетливо сказывается на расстояние до 20 м (рис. 3). Эта полоса представляет собой клинальный фитоценоз с уменьшением доли сосны в сосново-еловом древостое и исчезновением признаков заболоченности от внутренних частей водораздельной равнины к краю долины. Сильно

Рис. 1. Почвенно-растительный профиль через модельную долину ручья.

Фитоценозы: *1* — сосняк зеленомошно-лишайниковый, *2* — сосняк елово-зеленомошный, *3* — сосново-ельник бруснично-черничный, *4* — ельник мелкотравно-черничный, *5* — березо-ельник хвощово-разнотравно-сфагновый, *6* — ельник черничный, *7* — елово-сосняк мертвопокровный, *8* — сосняк елово-чернично-зеленомошный. Обозначения почвенных горизонтов: O — подстилка, моховой очес; Ah — перегнойный, E — подзолистый, $B_{h,fe}$ — иллювиально-гумусово-железистый, T — торфянистый (торфяной), G — глеевый, C — почвообразующая порода.

перезагущенных древостоев на краю заболоченных водоразделов не описано. Почвы на краю заболоченного водораздела под ельником с сосной чернично-зеленомошным (на водно-ледниковых песках) или широкотравно-разнотравным с содоминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Actaea spicata*, *Convallaria majalis*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*, обильными *Calamagrostis arundinacea*, *Paris quadrifolia*, *Viola riviniana*, *Linnaea borealis*, *Anemonoides nemorosum*, *Carex digitata*, *Pulmonaria*

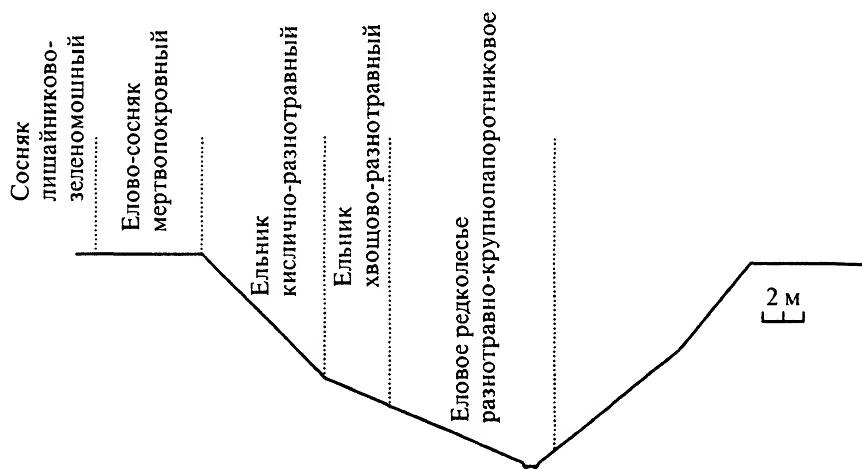


Рис. 2. Поперечный профиль через глубокую V-образную песчаную долину ручья.

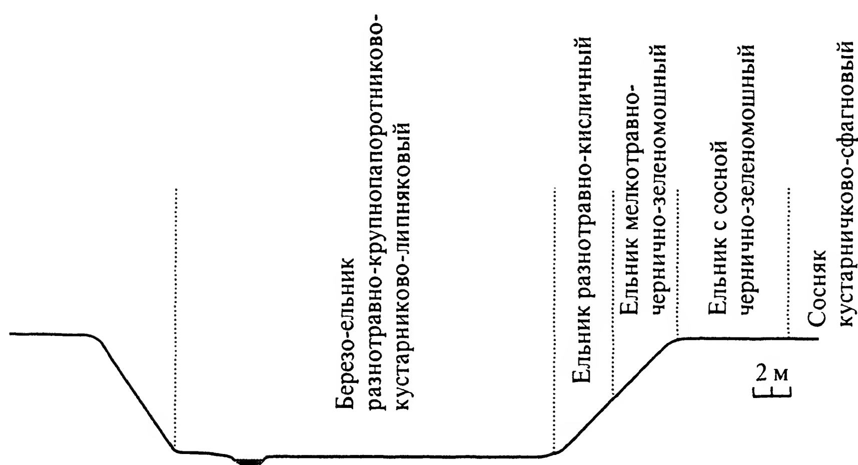


Рис. 3. Поперечный профиль через небольшую долину ручья с широкой поймой.

obscura (на суглинистой бескарбонатной морене) были значительно менее оподзолены, чем на склонах долины.

При переходе от водораздела к крутому склону глубина почвенного профиля за счет эрозии значительно уменьшается. В долинах среди сухих водоразделов усиливается торфообразовательный процесс. Сосняк сменяется смешанным елово-сосновым сообществом с доминированием в напочвенном покрове брусники и черники (рис. 1, *3*). Нижняя часть склона более пологая (10—15°) и сильно отличается от верхней по почвам и растительности (рис. 1, *4*). Из состава древостоя исчезает сосна. В напочвенном покрове уменьшается обилие *Vaccinium vitis-idaea* и увеличивается участие таежного мелкотравья (в т. ч. появляется *Oxalis acetosella*) и лесного разнотравья (*Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea* и др.). В целом растительность становится более требовательной к богатству почвы азотом. Почва нижней части крутого склона имеет самый сложный на данной трансекте профиль. Толщина торфянистого горизонта увеличивается, он дифференцируется на 3 подгоризонта. В отличие от остальных почв долины здесь выделяется самостоятельный, не фрагментарный подзолистый горизонт и морфологически выражено вмывание гумуса в иллювиальный горизонт. Нижний из двух осветленных горизонтов является контактно оглееным.

В мелких долинах среди сухих водоразделов (менее 2 м глубиной) увеличение требовательности растительности к богатству почвы не отмечено. Напротив, книзу появляется *Polytrichum commune* (рис. 4). В широких долинах с пологими склонами переход от типично таежной растительности склонов долины к заболоченным лесным сообществам дна долины ручья постепенный. В обеих долинах среди заболоченных водоразделов переход от ельников черничных (или разнотравно-черничных с *Convallaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Hieracium patale*, *Maianthemum bifolium* на двучлене — морене перекрытой частично смытыми водно-ледниковыми песками) верхней части склона к разнотравно-кисличным (доминирует *Oxalis acetosella*, обильны *Rubus saxatilis*, *Pteridium aquilinum*, *Convallaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*) или широкотравно-разнотравным (содоминируют *Anemonoides nemorosum*, *Athyrium filix-femina*, *Convallaria majalis*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Phegopteris connectilis*, *Hepatica nobilis*, *Hieracium pellucidum*, *Galeobdolon luteum*, *Viola riviniana*, *Geum rivale*) нижней части крутого склона, так же как в модельной долине, не связан с явными геоморфологическими границами и, по-видимому, обусловлен изменением баланса транзита питательных веществ в пользу вноса, которое превышает порог чувствительности растительного сообщества.

Модельная долина (через которую проходит максимальная по размерам трансекта — 120 × 80 м) имеет U-образный поперечный профиль, причем полого наклонен-

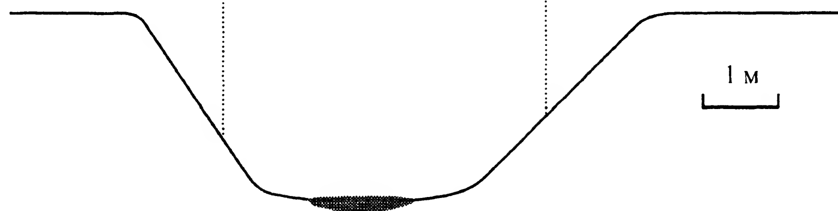


Рис. 4. Поперечный профиль через небольшую долину ручья.

ное к ручью дно очень широкое (25 м от ручья до подножия крутого склона). Мозаичность почвенно-растительного покрова дна долин выражена значительно сильнее, чем на окружающих территориях. Если в фитоценозах склонов и прилегающих водоразделов зафиксировано от 2 до 5 типов пятен, то в пределах приручьевого хвощово-разнотравно-сфагнового березо-ельника выделено 13 типов пятен (рис. 1, 5). Мозаичность связана с ветровальной динамикой, биотопической и экотопической неоднородностью. Древостой несколько разрежен, еловый со значительной примесью березы. Фон в напочвенном покрове составляют хвощово (*Equisetum sylvaticum*)-сфагновые, мелкотравно (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*)-сфагновые и сфагновые пятна. Под ними формируются торфяно-глеевые почвы с дифференцированным органическим горизонтом. Размываемые ветровальные западины составляют около 14 % площади фитоценоза. Под разнотравно (*Viola palustris*, *Calamagrostis canescens*, *Galium palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Ranunculus repens*)-белокрыльниковым типом пятен формируются перегнойно-глеевые почвы. В процессе старения западины и переходе доминирования от печеночников (*Pellia* sp.) и зеленых мхов (*Calliergon cordifolium*, *Plagiomnium* spp.) к сфагнам (*Sphagnum squarrosum*, позже *S. girgensohnii*, *S. warnstorfii*) перегнойно-глеевые почвы развиваются в торфяно-глеевые. В приручьевых лесах хорошо выражены пристволовые повышения на густой сетке крупных древесных корней. Пристволовые повышения и ветровальные бугры занимаются черничными, бруснично-черничными и мелкотравными микрогруппировками (наиболее обильны *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*). В процессе старения ветровальных бугров первоначально заселившие их таежные зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*) уступают место сфагновым мхам. При разложении древесного валежника повышения микрорельефа, вызванные ветровалом, активно заселяются крупными розеточными папоротниками (в основном виды *Dryopteris*). Ель в переувлажненных местообитаниях поселяется преимущественно на валежнике и ветровальных буграх. Поэтому при росте дерева, развитии его сетки корней в состав пристволовых повышений попадает часть ветровальных бугров и валежника, а также прилегающие участки фонового покрова и ветровальных западин. Сеть крупных корней на пристволовых повышениях настолько густа, что почвы фактически теряют связь с глубже лежащими горизонтами. Профиль почвы над сеткой корней короткий (около 10 см) и представлен одним горизонтом слабо разложившегося хвойного опада.

В нижней части дна долины вблизи русла ручья встречаются таволгово (*Filipendula ulmaria*)-крупнопапоротниковые (*Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris*), страусниковые, таволговые и черносмородиновые (*Ribes nigrum*) пятна доминирования на перегнойно-глеевых и торфяно-глеевых с хорошо разложившимся торфом почвах.

В небольшой долине ручья, где олиготрофный ручей, растекаясь, занимает почти все дно, растительность дна долины весьма однообразна и бедна видами (рис. 4). Затопленную часть дна долины занимают белокрыльниковые заросли с куртинами

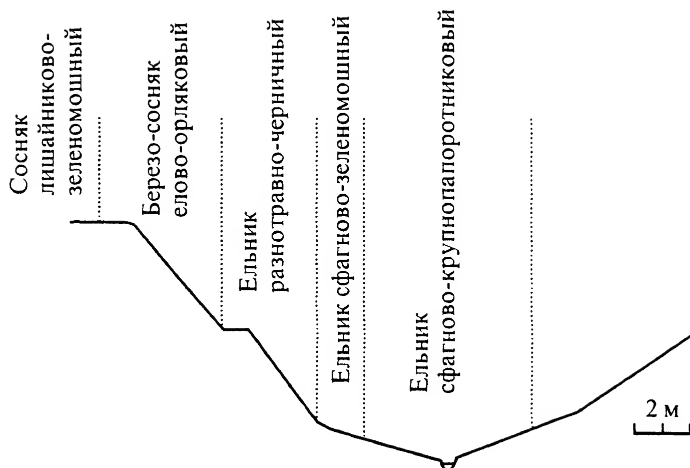


Рис. 5. Поперечный профиль через глубокую U-образную песчаную долину ручья.

Carex rostrata и латками *Fontinalis antypiretica* по стремнинам. Повышенные участки дна и основание склона занимают сфагновые и долгомошно-сфагновые пятна на торфяных почвах.

Дно глубоких U-образных песчаных долин без аллювиального режима занято хвощево (*Equisetum sylvaticum*)-разнотравными (*Geum rivale*, *Crepis paludosa*, *Viola palustris*, *Oxalis acetosella*, *Circaea alpina*) ельниками и крупнопапоротниковыми (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, в меньшей степени *Dryopteris carthusiana*) или сфагново-крупнопапоротниковыми черноольхово-ельниками, ельниками или еловыми редколесьями (в порядке увеличения выраженности дна как самостоятельного элемента профиля долины) (рис. 5).

Эти сообщества очень мозаичны, что вызвано как фитогенными факторами (ветровальные комплексы, приствoловые повышения), так и гидрогенными (неоднородность увлажненности, переменности увлажнения и проточности). Основания склонов V-образных долин занимается крупнопапоротниковыми и разнотравно-крупнопапоротниковыми (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, *Geum rivale*, *Crepis paludosa*) сообществами. При наличии аллювиального режима крупнопапоротниковые (кроме страусниковых) пятна доминирования в напочвенном покрове и еловый древостой не формируются. Если наилок представляет собой довольно бедный минеральными веществами переотложенный ручьем водно-ледниковый песок (супесь), то формируются серовейниковые редколесья. При более сильно развитой пойме, в которой отлагается относительно богатый питательными веществами наилок, растительность дна долины ручья представляет собой весьма мозаичный разнотравно-крупнопапоротниково-кустарниково-липняковый березо-ельник (в разных пятнах напочвенного покрова содоминируют *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris*, *Rubus saxatilis*, *Orthilia secunda*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Ranunculus repens*, *Filipendula ulmaria*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Mentha arvensis*, *Lysimachia vulgaris*). С одной стороны, в этом сообществе сильно выражено клонообразование, в частности липой, черемухой и крушиной. С другой стороны, разные участки поймы заметно различаются по режиму увлажнения и дренированности (рис. 3).

Выявлены некоторые взаимосвязи между почвенными характеристиками и строением растительных группировок на модельной трансекте. Наиболее существенным фактором, обусловливающим смену растительности в ряду от песчаного водораздела до дна долины, является влажность почвы (коэффициент линейной корреляции между оценкой влажности почв по Элленбергу и высотой над локальным базисом эрозии 0.95). В более влажных условиях мхи, как правило, играют более важную фитоцено-

ТАБЛИЦА 1

Влажность основного корнеобитаемого горизонта (верхние 10 см), в баллах

Площадка	23.05.98	20.06.98	28.07.98	09.09.98	16.09.99	Среднее значение	Ширина амплитуды
1	2.5	2	2.5	2.5	2	2.3	0.5
2	2	2	2	3	1.5	2.1	1.5
3	2.5	2	2.5	3	2	2.4	1
4	3.5	4	4.5	4.5	4	4.1	1
5	5.5	5.5	5.5	5.5	5	5.4	0.5
6	6	6	6	6	5.5	5.9	0.5
7	6	6	6	6	6	6	0
8	6	6	6	6	6	6	0

Примечание. Баллы: 1 — сухой, 2 — свежий, 3 — влажный, 4 — сырой, 5 — мокрый, 6 — стоит вода. Переходный балл был дан в случаях, когда в пределах рассматриваемого слоя проходила граница по влажности. Площадки расположены от края водораздела до дна долины.

тическую роль. С увеличением общего проективного покрытия мхов интенсивность торфонакопления имеет тенденцию к возрастанию (коэффициент корреляции 0.41). Но среди мхов есть виды с очень разным отношением к влажности почвы. И если взять экологически более однородную в данных местообитаниях группу сфагновых мхов, которые преимущественно и ответственны за формирование торфянистых и торфяных горизонтов, то связь оказывается гораздо более сильной (коэффициент корреляции между общим проективным покрытием сфагновых мхов и мощностью органических горизонтов составляет 0.82). Увеличение влажности почвы приводит к увеличению продуктивности растительных сообществ в данном ряду (коэффициент корреляции общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса с влажностью почвы составил 0.64, а если брать только травы, то 0.94). Увеличение интенсивности биологического круговорота с возрастанием влажности приводит к увеличению богатства почвы азотом (коэффициент корреляции суммарного проективного покрытия трав и оценки богатства почвы азотом по Элленбергу — 0.97, коэффициент корреляции оценок влажности и богатства почвы азотом — 0.91).

Из-за того, что лето 1998 г. было очень влажное и прохладное, значительных изменений во влажности почвы не было (табл. 1). В нижней части крутых склонов и на краю водораздела в мае влажность почвы была выше, чем в летние месяцы. Амплитуда изменчивости влажности верхнего слоя почвы минимальна на дне долины (на площадках 7 и 8 влажность не опускалась ниже максимальных значений), весьма мала в верхней части полого наклоненного дна долины (площадки 5 и 6) и на краю сухого водораздела (площадка 1), более значительна на крутом склоне долины (площадки 2, 3 и 4).

Глубина границы между свежим и нижележащим влажным горизонтом мало зависит от времени вегетационного сезона (табл. 2). Видимо, существенным фактором, определявшим влажность почвы, была давность и интенсивность последнего

ТАБЛИЦА 2

Глубина верхней границы влажного слоя почвы, см

Площадка	23.05.98	20.06.98	28.07.98	09.09.98	16.09.99
1	22	>35	30	6	>35
2	>35	>35	30	2	>35
3	12	>35	30	2	30

Примечание. Площадки расположены на краю водораздела (1) и крутом склоне долины (2, 3).

ТАБЛИЦА 3

Кислотность основного корнеобитаемого горизонта, pH

Площадка	23.05.98	20.06.98	28.07.98	09.09.98	Среднее значение
1	3.9	4.6	4.6	3.9	4.3
2	4.5	4.2	5.0	4.4	4.5
3	4.5	4.8	5.2	5.0	4.9
4	3.6	4.0	4.3	3.8	3.9
5	4.7	4.6	4.9	4.6	4.7
6	5.8	5.2	5.4	4.7	5.3
7	5.7	6.0	5.5	4.9	5.5
8	6.0	5.3	5.6	5.0	5.5

Примечание. Площадки расположены от края водораздела до дна долины.

дождя. Уровень грунтовых вод в нижней части долины был близким к поверхности. Его динамика имела неустойчивый характер, и по-видимому, мало зависела как от времени вегетационного периода, так и от давности дождя.

Так же как влажность почвы, кислотность верхнего десятисантиметрового основного корнеобитаемого слоя в течение вегетационного сезона менялась сложным образом (табл. 3). В соседних контурах изменения кислотности за один и тот же период могли оказаться разнонаправленными. Более выражена тенденция снижения кислотности с весны до середины лета во всех частях крутого склона и на бровке долины ручья. Наименее изменчива кислотность верхнего слоя почвы у перегиба между крутым склоном и полого наклоненным дном долины (табл. 3, площадка 5). Наибольшей изменчивостью и наименьшей упорядоченностью изменений кислотности характеризуется дно долины. В разное время сезона pH верхнего слоя почвы с одних и тех же площадок может различаться более чем на 1.

Изменения соотношений между видами приручьевых лесов во влажные годы оказались не связанными с сезонными изменениями экотопических и биотопических факторов и определялись только различиями в биологических свойствах видов.

Было выявлено небольшое смещение в фенофазах одних видов (*Luzula pilosa* и *Vaccinium myrtillus*) в разных частях долины ручья в весенний период. Судя по времени распускания листьев *Vaccinium myrtillus*, *Paris quadrifolia* и зацветания *Luzula pilosa*, самое теплое место в глубоких песчаных долинах — это перегиб между крутым склоном и дном и верхняя часть полого наклоненного дна (на этих участках указанные фенофазы отмечались на 1—2 дня раньше). Выводы по наблюдениям за прохождением фенофаз отдельными видами растений подтвердились результатами измерений максимальной температуры поверхности почвы в разных частях долины. Наблюдения проводились в течение недели. Наиболее прогреваемым участком субмеридионально ориентированной долины оказалась верхняя часть полого наклоненного дна долины и подножие крутого склона. При расчете коэффициента линейной корреляции [1] (Пирсона) наиболее высокие значения и единственное достоверное на 95%-м уровне значимости были получены для корреляции между максимальной температурой и условной прогреваемостью. Коэффициенты корреляции по дням сильно варьировали, что связано с погодными условиями (например, с изменением облачности в течение суток). Среднее значение коэффициента корреляции максимальной температуры с прогреваемостью составило 0.54, со средней сквозистостью — 0.23, со сквозистостью верхнего круга [2] — 0.43, со сквозистостью в

[1] Корреляционный анализ проводился раздельно по периодам измерения температуры.

[2] При расчете сквозистости верхнего круга учитываются только оценки сквозистости древесного полога, полученные по 5 направлениям от характеризуемой точки под углом 55° к горизонту (нижний круг — это 10 направлений под углом 25° к горизонту).

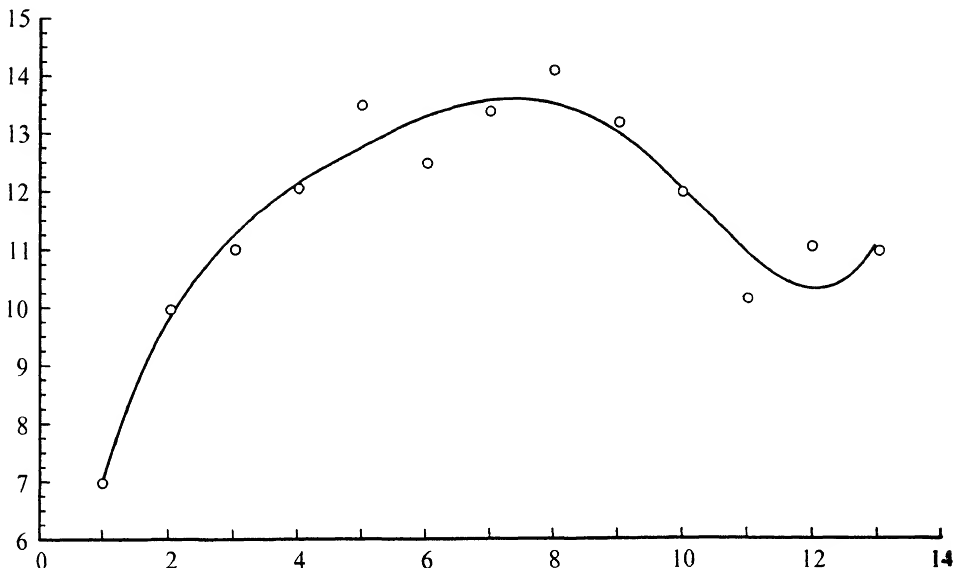


Рис. 6. Распределение максимальной температуры на поперечном профиле долины ручья (трансекта 1 — 19.05.1998).

Площадки заложены от дна долины до края водораздела. Подножие крутого склона — площадки 7 и 8. По оси ординат — температура, °С; по оси абсцисс — номера площадок.

зенит — –0.52. Отрицательное значение коэффициента корреляции температуры со сквозистостью в зенит объясняется тем, что наиболее низкие температуры наблюдались в редколесье на дне долины и под светлым сосновым древостоем на краю водораздела, а наибольшие — под сомкнутым чисто еловым древостоем у подножия крутого склона долины. Балл прогреваемости был дан участкам, исходя из наиболее частого распределения максимальных температур на поперечном профиле долины: 1 — у ручья, 2 — в нижней части дна, верхней части крутого склона и на краю водораздела, 3 — в средней по высоте части дна и средней части крутого склона, 4 — в верхней части дна и нижней части крутого склона (рис. 6).

Продольные профили долин

От истока к устью ручья закономерно меняются экологические условия в его долине и соответственно растительность. В связи с изменением уклона стока ручья на продольном профиле и увеличением выработанности его долины меняется (не монотонно) гидрологический режим, как правило, появляется аллювиальность и возрастает трофность местообитаний дна долины. По-видимому, экологические условия и растительность склонов долины меняются независимо от характера дна долины. При однотипных литологических условиях на всем протяжении закономерность повышения богатства почвы к устью ручья свойственна и склоновым сообществам. В разных типах долин растительность образует различные комплексы фитоценозов на продольном профиле. Ниже приводится их описание.

1-й профиль. В среднем течении р. Луги описана короткая (длиной около 150 м) долина ручья, начинающаяся на краю горелого верхового болота и заканчивающаяся в пойме р. Кемки (рис. 7). Исток ручья представляет собой ложбинку с уклоном менее 5° глубиной в нижней части не более 0.4 м и шир. около 1.5 м с маленьким, пересыхающим в засушливые периоды, ручейком на дне. Эта ложбинка занята ивняково-травяно-сфагновым пятном с доминированием в кустарниковом ярусе *Salix aurita*, в травяно-кустарничковом ярусе — *Eriophorum vaginatum* и *Molinia coerulea*

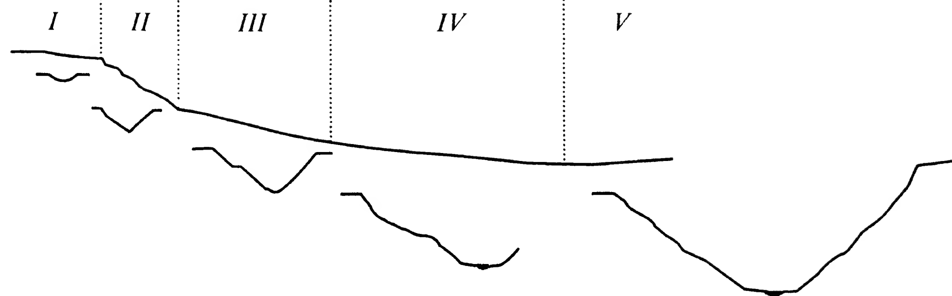


Рис. 7. Продольный профиль «классической» долины ручья.

I—V — отрезки продольного профиля, под каждым отрезком изображен поперечный профиль долины на данном участке.

в сообществе водораздельного верхового болота, облесенного сосной (может быть, является самостоятельным фитоценозом).

Далее уклон русла резко возрастает. Второй отрезок продольного профиля долины ручья начинается каскадом микроводопадов. Средний уклон составляет около 30°, долина V-образная с крутизной склонов более 30°. Нижняя часть склонов занята крупнопапоротниковым пятном с доминированием *Dryopteris expansa*, большая часть склона испытала 5 лет назад воздействие пожара и занята беднотравными пятнами с *Chamaenerion angustifolium* и другими эксплерентными или ценотически случайными видами из соседних сообществ (*Carex globularis*).

Третий отрезок продольного профиля долины имеет меньший уклон русла ручья (в среднем 15°). Долина V-образная с крутизной склонов 20—30° (иногда немного больше), имеются отдельные участки плоского дна шириной менее 1 м. Глубина долины 4—7 м. Нижняя часть склонов занята крупнопапоротниковым пятном с содоминированием *Dryopteris expansa* и *Athyrium filix-femina*. Горелая часть склона занимает его верх, в средней части склона появляются мелкотравно-черничные (наиболее обильные виды *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*) и кислично-разнотравные (преобладают *Oxalis acetosella*, *Melampyrum nemorosum*, *Epilobium palustre*, *Vaccinium myrtillus*) пятна.

На переход к четвертому отрезку продольного профиля указывает появление сплошной относительно узкой (1—4 м) полосы плоского дна, занятой разнотравно-сфагновой растительностью. Уклон русла около 5°. Глубина долины 7—8 м. Крутизна склонов 15—25°. Основание правого склона выположено. Нижняя часть склонов занята разнотравно-крупнопапоротниковым напочвенным покровом (к доминантам этого пятна на третьем отрезке добавляются *Crepis paludosa*, *Actaea spicata*). Выше по склону располагаются разнотравно-широкотравно-папоротниковые (наиболее обильны *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Athyrium filix-femina*, *Carex digitata*, *Lathyrus vernus*, *Crepis paludosa*, *Pyrola rotundifolia*) и широкотравно-разнотравные (*Maianthemum bifolium*, *Viola riviniana*, *Anemonoides nemorosum*, *Hepatica nobilis*, *Athyrium filix-femina*) пятна доминирования. В верхней части склона на вскрытой морене формируются кислично-разнотравные и разнотравные (*Fragaria vesca*, *Hieracium chlorellum*, *Rubus saxatilis*, *Viola riviniana*) пятна доминирования, на водно-ледниковых песках — мелкотравно (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*)-черничные и разнотравно (*Convallaria majalis*, *Fragaria vesca*, *Solidago virgaurea*)-черничные пятна.

Перед входом в пойму р. Кемки у ручья формируется U-образная долина с узкой (до 3 м шир.) поймой. Пойма ручья занята кустарниковыми пятнами, образованными *Tilia cordata* и *Padus avium*, в разреженном травяном ярусе преобладают виды гигрофильного разнотравья (*Chrysosplenium alternifolium*, *Stellaria nemorum*, *Viola palustris*, присутствует *Cinna latifolia*). Пойма не дифференцирована на части. Уклон русла ручья 2—3°. Склоны долины по строению и растительности такие же, как на

предыдущем участке продольного профиля долины, объединяются со склонами долины р. Кемки.

Вся долина, исключая исток и пойму, занята осино-ельником. Площадь долины в целом и отдельных контуров растительности очень незначительна, высота древостоя велика (более 30 м), и подразделить лесную растительность долины на самостоятельные фитоценозы не представляется возможным. Долин такого строения довольно много в районе описания, и, видимо, такой план строения долины ручья и ее растительности характерен для краев заболоченных водоразделов, граничащих с глубоко врезанной и хорошо развитой долиной реки.

2-й профиль. Там же, в среднем течении р. Луги, сделано 3 описания растительности дна долины ручья в разных участках его нижнего течения. Длина ручья, впадающего в р. Лугу, около 600 м. Расстояние между крайними описаниями 250 м, перепад высот — примерно 3 м.

Самое верхнее описание располагается в каньонообразной долине глубиной 15—20 м с узкой (10—12 м) аллювиально-пролювиальной поймой и крутыми (15—30°) склонами. Преобладает, вероятно, снос материала над его приносом. Граница с V-образной долиной располагается на 50 м выше по течению. Уклон русла 5—7°. Среднее превышение пойменной террасы над уровнем ручья составляет 110 см. Дно долины занято клено-ельником с липой разнотравно-широкотравно-крупнопапоротниковым. Во всех пятнах напочвенного покрова крупные папоротники (*Dryopteris expansa* и *Athyrium filix-femina*) занимают доминирующее положение (в фоновых пятнах 50—70 % относительного проективного покрытия) или входят в число содоминантов. Значительное участие неморальных видов (*Aegopodium podagraria*, *Anemonoides nemorosum*, *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria nemorum*) характерно для приручьевых лесов, как минимум, еще на 200 м вверх по течению ручья. Ручей берет начало в сфагновом сосняке и в его верхнем течении приручьевым лесам неморальные виды не свойственны. Возможно, высокое обилие неморальных видов в среднем течении ручья связано с выходом на поверхность в нижней части крутых склонов и на дне долины карбонатной суглинистой морены. Именно в местах выхода карбонатной морены на поверхность или высачивания жестких вод формируются пятна с доминированием *Galium odoratum*. Наряду с крупными папоротниками и широкотравьем в данном сообществе обильны *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Crepis paludosa*, *Chrysosplenium alternifolium*.

Второе описание располагается в нижней части каньонообразной долины ручья с узким дном, примерно в 20 м от границы поймы р. Луги. Глубина долины здесь невелика, поскольку долина ручья на этом участке прорезает первую надпойменную террасу р. Луги. Уклон русла 3—4°. Среднее превышение пойменной террасы над уровнем ручья составляет 70 см. Участок располагается в 150 м ниже по течению от первого участка и по абсолютным отметкам на 2 м ниже. Почвы аллювиальные (аллювиально-пролювиальные), принос материала преобладает над его выносом. Аллювиальная пойма на этом участке долины ручья довольно молодая, так как с глубины 65 см начинаются не аллювиальные отложения (подстилающие породы), и в толще аллювиальных отложений обнаружена «тень» валуна. Дно долины занято липо-ельником разнотравно-широкотравно-крупнопапоротниковым. Крупные папоротники (*Dryopteris expansa* и *Athyrium filix-femina*) играют меньшую роль, чем выше по течению (в фоновых пятнах 30—40 % относительного проективного покрытия) и не входят в состав содоминантов гигрофильно-разнотравных пятен в микропонижениях, где господствуют *Cardamine amara*, *Filipendula ulmaria*, *Ranunculus repens*, *Solanum dulcamara*, обильны *Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa*, *Galium palustre*, *Impatiens noli-tangere*, *Paris quadrifolia*. На этом отрезке долины ручья у маленького ручейка-притока обнаружены заросли редкого вида *Equisetum scirpoides*. Обилие видов широкотравья сохраняется на том же уровне (60—70 % относительного проективного покрытия).

3-й описанный участок располагается в пойме ручья на краю поймы р. Луги. Уклон русла 2—3°. Среднее превышение пойменной террасы над уровнем ручья составляет

40 см. Участок располагается в 80 м ниже по течению от второго участка и по абсолютным отметкам на 1 м ниже. Почвы аллювиальные. Аллювиальная пойма на этом участке долины ручья сложная, образована совместной деятельностью ручья и реки. Дно долины занято елово-липняком широкотравно-крупнопапоротниково-кустарниковым. По сравнению с приручьевыми лесами выше по течению ручья в данном сообществе значительно больше роль *Ulmus scabra* и *Tilia cordata*, появляются *Alnus incana* и *A. glutinosa* в древостое. Вегетативно малоподвижные крупные папоротники (*Athyrium filix-femina* и *Dryopteris expansa*) играют небольшую роль (23—27 % относительного покрытия в фоновых пятнах), появляется с заметным участием более нитрофильный и вегетативно подвижный крупный папоротник *Matteuccia struthiopteris*. Обилие видов широкотравья на более дренированных участках сохраняется на том же уровне (65 % относительного проективного покрытия), в фоновом пятне снижается до 45 % относительного покрытия.

При увеличении аллювиальности возрастает участие вегетативно подвижных видов (*Tilia cordata*, оба вида *Alnus*, многие виды кустарников, *Matteuccia struthiopteris*). Хотя при приближении к устью появляются или значительно увеличивают свое обилие виды нитрофильной свиты (Ниценко, 1969), оценка азотолюбия растительности по шкале Элленберга не показала различия по фактору богатства почвы азотом между тремя рассмотренными участками (5.8—6.2 балла). Возможно, отсутствие различий в азотолюбии связано с ошибками шкалы для некоторых обильных видов либо при примерно одинаковом общем содержании доступного для растений азота эти участки различаются по соотношению аммонийного и нитратного азота в почве.

3-й профиль. В Нижнесвирском заповеднике были описаны трансекты, проходящие через разные участки среднего течения одной долины. Ручей вытекает с верхового болота. Его длина около 1 км. Расстояние между крайними описаниями 200 м. Долина ручья в среднем течении U-образная, глубиной 7—9 м, самая нижняя трансекта проходит через переходную от U-образной к V-образной долине (дно довольно сильно наклонено к ручью — 5—10°).

Вниз по течению ручья ширина дна долины уменьшается. Несколько увеличивается уклон русла. Аллювиальной поймы у ручья нет даже в приустьевой части. На дне долины вниз по течению последовательно сменяются березо-ельник крупнопапоротниково-хвощово-разнотравно-сфагновый, ельник сфагново-разнотравно-крупнопапоротниковый, еловое редколесье разнотравно-крупнопапоротниковое. В самом верхнем из описанных сообществ в древостое велика примесь *Betula pubescens* (почти 40 % от суммарной площади сечения стволов). Кроме нижнего сообщества, в древостое имеется неравномерно размещенная по площади небольшая примесь *Alnus glutinosa* и единичная примесь *Alnus incana* (последняя в подлеске присутствует и в еловом редколесье).

Вниз по течению увеличивается сомкнутость травяно-кустарничкового яруса в фоновых пятнах: 60, 60, 90 %. В этом же направлении снижается обилие кустарничков *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* от 15—25 % относительного покрытия в фоновых пятнах березо-ельника через 0—15 % в основных пятнах ельника сфагново-разнотравно-крупнопапоротникового до 0—6 % в пятнах мозаики напочвенного покрова елового редколесья. В этом же направлении увеличивается обилие крупных папоротников *Dryopteris carthusiana*, *D. expansa*, *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris* (20—25, редко 65 % относительного покрытия; 15—90; 35—95 %). Во всех сообществах данного ряда в травостое велико участие видов гигрофильного разнотравья (*Calla palustris*, *Crepis paludosa*, *Viola palustris*, *Chrysosplenium alternifolium*), высокотравья (*Filipendula ulmaria*, *Calamagrostis canescens*), а на повышениях — мелкотравья и лесного разнотравья (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Paris quadrifolia*). При переходе к еловому редколесью исчезают наиболее олиготрофные (6—7 баллов по шкале Раменского) пятна доминирования в напочвенном покрове. На этой же границе заметно возрастает азотолюбие напочвенной растительности с 3.9—4.4 баллов шкалы Элленберга в основных пятнах березо-ельника и ельника до 4.7—5.7 баллов. Участие сфагновых мхов в моховом ярусе вниз

по течению снижается (60—100% относительного покрытия в основных пятнах доминирования, 45—100, 10—30%). При этом в синузии сфагновых мхов возрастает роль эвтрофно-мезотрофного вида *Sphagnum squarrosum* с 5—10% относительного покрытия в ельнике и березо-ельнике до 10—20% в еловом редколесье.

Верхняя часть крутых склонов на всем исследованном отрезке долины ручья занята черничными и мелкотравно-черничными ельниками с небольшой примесью сосны и березы. В нижней части склона вниз по течению сменяются ельник мелкотравно-черничный, ельник разнотравно (*Rubus saxatilis*, *Maianthemum bifolium*, *Solidago virgaurea*)-черничный и ельник кислично-разнотравный (*Gymnocarpium dryopteris*, *Convallaria majalis*, *Solidago virgaurea*). Причем между ельником кислично-разнотравным и разнотравно-крупнопапоротниковым еловым редколесьем выделяется полоса ельника хвощово-разнотравного (с содоминированием *Equisetum sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Athyrium filix-femina*) в верхней части полого наклоненного дна долины.

Таким образом, в долинах с увеличивающимся уклоном русла и уменьшающейся выраженностью дна долины аллювиальность отсутствует, увеличивается вниз по течению сомкнутость травяно-кустарничкового яруса и обилие крупных папоротников, уменьшается обилие кустарничков и сфагновых мхов, особенно относительно олиготрофных. При смене U-образной долины на переходную к V-образной скачкообразно возрастает требовательность напочвенного покрова к богатству почвы основаниями и, особенно, азотом. Причем увеличение трофности захватывает не только дно, но и нижнюю часть склона долины ручья. Растительность верхней части крутого склона на продольном профиле долины заметно не меняется.

4-й профиль. В бассейне р. Рагуши (Бокситогорский р-н, Ленинградской обл.) описаны участки в нижнем и среднем течении ручейка, впадающего в карстовую воронку. Ручей ключевого происхождения, имеет длину около 100 м. U-образная долина постепенно сменяется более глубокой (до 3 м) V-образной долиной. Уклон русла постепенно увеличивается до впадения ручья в карстовую воронку. Пробные площади (3), в пределах которых растительность описана в естественных контурах напочвенного покрова, заложены встык (их длина вдоль течения ручья 15, 25 и 20 м).

Вниз по течению снижается сомкнутость древостоя; в составе древостоя уменьшается доля ели, рябины, осины, увеличивается доля серой ольхи (табл. 4). При переходе от второго участка к третьему, располагающемуся у края карстовой воронки, доля серой ольхи от общего числа стволов в древостое снижается с 59 до 41%, ее доля от суммарной площади сечения стволов не изменяется и составляет 38%.

От верхнего участка к нижнему в долине ручья последовательно сменяются ельник разнотравно-крупнопапоротниковый, сероольхово-ельник крупнопапоротниково-широкотравно-разнотравный, сероольхово-ельник широкотравно-высокотравно-крупнопапоротниковый.

Вниз по течению, видимо, в связи с увеличением разреженности древостоя и усилением задернованности почвы, из состава травяно-кустарничкового яруса исчезают некоторые лесные виды (*Carex brunnescens*, *Carex disperma*, *Dryopteris carthusiana*, *Luzula pilosa*, *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Paris quadrifolia*, *Phegopteris connectilis*, *Poa nemoralis*, *Solidago virgaurea*); в связи с исчезновением участков плоского дна из состава травостоя выбывают *Calla palustris*, *Deschampsia cespitosa*, *Galium palustre*, *Glyceria fluitans*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Scirpus sylvaticus*, *Scutellaria galericulata*, *Viola palustris*. По-видимому, в связи с увеличением богатства почвы (табл. 5) при приближении к карстовой воронке появляются *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis canescens*, *Crepis paludosa*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Geum rivale*, *Matteuccia struthiopteris*, *Stachys sylvatica*, *Tussilago farfara*. В целом вниз по течению увеличивается роль высокотравья и крупных папоротников в составе сообществ (ряды коэффициентов участия 0.41—0.50—0.50 и 0.44—0.46—0.69 соответственно), повышается общее проективное покрытие травостоя (ряд средневзвешенных по контурам общих покрытий 54—65—91%). Вероятно, в связи с возрастанием карбонатности почв и редук-

ТАБЛИЦА 4

Некоторые характеристики древостоя на продольном профиле долины ручья, впадающего в карстовую воронку

Номер участка (сверху вниз по течению)		1	2	3
Сомкнутость		0.7	0.6	0.4
Picea abies	Число стволов на га	355	160	100
	Средняя высота деревьев, м	27	25	16
	Площадь сечения стволов, м²/га	19.0	4.4	4.2
Sorbus aucuparia	Число стволов на га	44	35	25
	Площадь сечения стволов, м²/га	0.3	0.1	0.1
Populus tremula	Число стволов на га	89	20	25
	Средняя высота деревьев, м	23	24	23
	Площадь сечения стволов, м²/га	25.8	10.9	1.9
Alnus incana	Число стволов на га	44	416	175
	Средняя высота деревьев, м	9	15	13
	Площадь сечения стволов, м²/га	0.2	9.3	5.5

Примечание. В таблице приведены средневзвешенные по пятнам доминирования значения.

ТАБЛИЦА 5

Некоторые почвенные характеристики на продольном профиле долины ручья, впадающего в карстовую воронку

Номер участка (вниз по течению)	1	2	3
Богатство почвы азотом, баллы	5.7	5.7	6.5
Богатство почвы основаниями, баллы	8.4	8.0	8.4
Кислотность почвы, pH	4.2		6.7
Содержание аммонийного азота, мг/кг	1.2—5.4		11.8

Примечание. Оценка богатства почвы азотом дана по шкале Элленберга, оценка богатства почвы основаниями — по шкале Раменского. Анализы почв проведены для основного корнеобитаемого горизонта.

цией участков плоского дна при приближении к карстовой воронке исчезают из состава мохового яруса сфагновые мхи и *Polytrichum commune*.

Так же, как и в долине 3, при увеличении уклона стока аллювиальная пойма у ручья не формируется. Вниз по течению увеличивается трофность местообитаний, возрастает азотолюбие растительных сообществ, увеличивается сомкнутость травостоя, участие крупных папоротников и высокотравья. Древостой становится более разреженным. Из состава мохового яруса исчезают сфагновые и политриховые мхи. Наиболее резкие изменения на продольном профиле наблюдаются при исчезновении плоских участков дна долины.

5-й профиль. В Устьянском р-не Архангельской обл. выполнены описания растительности в аллювиальной пойме ручья в его нижнем течении. Ручей длиной около 2.5 км берет начало на верховом болоте. Русло ручья небольшое (ширина менее 80 см), но пойма хорошо выражена. Глубина вреза долины примерно 3 м до среднего уровня поймы. Расстояние между описаниями (2) порядка 200 м. От нижнего описания до устья ручья около 200 м.

Нижнее описание находится, видимо, в зоне подпора ручья паводковыми водами материнской реки (аналогично среднему или нижнему описанию на профиле 2). В отличие от нижнего описания, где аллювиальные отложения имеют мощность более

70 см, аллювиальная пойма, где было сделано верхнее описание, молода, мощность аллювиальных отложений 14 см. Летом 1999 г. ручей почти полностью пересох (вода появлялась чуть выше нижнего описания), ширина русла также ставит под сомнение естественное происхождение поймы. Скорее всего, формирование поймы вызвано распашкой прилегающих водораздельных пространств. Эта пойма довольно быстро обновляется и изменяется, корректные сравнения древостоя на продольном профиле данного ручья затруднительны.

Верхнее сообщество является сероольхово-осинником снытево-высокотравно-малиновым, нижнее сообщество — черемухово-ивняк таволгово-снытевый. Доминирование высокотравья отмечается на несколько сотен метров вверх по течению от верхнего описания и до устья ручья. В обоих сообществах мозаичность выражена слабо. В верхнем описании более заметна мозаичность, вызванная неравномерной густотой древостоя. В обоих описаниях четко выделяются микрогруппировки растений на прирусловых отмелях и обрывах к руслу ручья, включающие большое число видов. Травостой на нижнем описании имеет более сложное строение. Отношение суммы проективных покрытий растений нижних подъярусов травостоя (без видов прирусловых отмелей) к сумме проективных покрытий малины и видов верхнего подъяруса травостоя увеличивается от верхнего описания к нижнему от 0.10 до 0.31. В отличие от нижнего описания (общее проективное покрытие мхов 20%), на верхнем описании мхи на почве не обнаружены. В целом существенных различий в составе, строении и отношении к влажности и богатству почвы растительности верхнего и нижнего описания не отмечено.

Ниже по течению от нижнего описания в сообществах с подобным древесным ярусом, вероятно, в более дренированных условиях (меандры ручья более крутые) в нижних ярусах увеличивается обилие *Rubus idaeus*, *Aconitum septentrionale*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, снижается обилие *Filipendula ulmaria*, *Myosotis palustris*, *Cirsium oleraceum*, *Cacalia hastata*, *Aegopodium podagraria*, *Equisetum pratense*. появляются *Dryopteris carthusiana*, *Rosa majalis*. Еще ниже по течению, при тех же условиях дренажа, появляется *Matteuccia struthiopteris*, увеличивают свое обилие наиболее конкурентно сильные (или приспособленные к сообитанию) и поймоустойчивые нитрофилы *Rubus idaeus*, *Aconitum septentrionale*, *Asarum europaeum*, *Urtica dioica*, снижают свое обилие *Aegopodium podagraria*, *Equisetum pratense*, *Stellaria holostea*, *Cirsium oleraceum*.

Таким образом, в молодых эвтрофных аллювиальных поймах внизу в более старой части поймы несколько увеличивается сложность строения фитоценозов. Существенных различий, обусловленных различным положением на продольном профиле, не обнаруживается на значительном отрезке долины.

6-й профиль. Там же, в Устьянском р-не Архангельской обл., в другом ландшафте были сделаны описания на дне долины ручья в его верхнем и среднем течении. В верхнем течении были заложены встык 3 пробные площади. На расстоянии от них около 2 км было выполнено еще 1 описание. Общая длина ручья около 5 км. Ширина дна долины на верхнем участке 25—30 м (глубина долины 2 м), на нижнем участке ширина дна около 20 м (глубина долины около 2 м), долина (по крайней мере в среднем течении) проходит по ложбине, образованной не действием современного ручья. Пойма ручья на обоих описанных участках не аллювиальная. Уклон стока на верхнем участке примерно 2°, на нижнем участке — 3°.

В верхнем течении ручья описанный участок дна долины занят еловым редколесьем разнотравно (*Rubus humulifolius*, *Linnaea borealis*)-хвощово-сфагновым. В среднем течении ручья описание относится к сероольхово-березово-еловому редколесью крупнопапоротниково-высокотравному. Вниз по течению в составе древостоя появляется примесь *Alnus incana*, увеличивается примесь *Betula pubescens*, исчезает примесь *Abies sibirica*.

Вниз по течению насыщенность почвы основаниями практически не меняется (с 8.4 до 8.5 баллов). Увеличивается богатство почвы обменным азотом (средняя оценка азотолюбия травостоя по Элленбергу возрастает с 4.9 до 5.7 баллов, диапазон

азотолюбия по контурам на верхнем участке 4.5—5.4, на нижнем участке — 5.6—5.7). В этом же направлении из состава хорошо развитого мохового яруса выпадают сфагновые мхи (карбонатность почв на нижнем описании довольно высокая). Значительно возрастает обилие высокотравья и крупных папоротников, в том числе появляются характерные для эвтрофных пойм *Filipendula ulmaria* и *Matteuccia struthiopteris*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса увеличивается с 55—60 (в среднем) до 80—85 %. Видовая насыщенность возрастает с 7—22 (в среднем 15) видов сосудистых растений травяно-кустарничкового яруса на пятно доминирования до 21—38 (в среднем 32) видов на контур, и с 20—26 видов на 400 м² до 50 видов на 200 м². На верхнем участке особые пятна напочвенного покрова приурочены к элементам ветровальных комплексов разного возраста, приствoловым повышениям и руслу ручья. На нижнем участке четко выраженная мозаичность напочвенной растительности связана с приствoловыми повышениями и руслом ручья, ветровальных комплексов не отмечено (вероятно, они очень быстро сравниваются с фоновой растительностью).

Таким образом, при движении от верховьев ручья к его среднему течению при незначительном изменении уклона русла сфагновый ковер заменяется покровом из гигрофильных зеленых мхов, лесное разнотравье и мелкотравье почти полностью вытесняется на приствoловые повышения, резко возрастает роль крупных папоротников и высокотравья. В целом увеличивается требовательность растительности к богатству почвы, в древостое увеличивается участие лиственных пород.

Заключение

В разных ландшафтах в долинах разного строения формируются разные комплексы растительных сообществ на поперечном и продольном профилях долины. Долины ручьев, пересекающие песчаные междуречья с глубоким уровнем грунтовых вод, имеют очень крутые склоны (более 20°) и резко отличаются по гидрологическому режиму, почвам и растительности от окружающих территорий. Влияние глубокой долины ручья на биогеоценозы сухого водораздела сказывается на расстоянии около 10 м от бровки долины, на биогеоценозы заболоченного водораздела — на расстоянии около 20 м. Вблизи крутого склона долины происходит улучшение почвенных режимов водного и минерального питания растений. В случае господства сосны на водораздельных территориях при переходе к склону долины ее участие в древостое резко снижается, доминирование переходит к ели. В глубоких долинах среди олиготрофных водоразделов переход от ельников черничных верхней части склона к разнотравно-кисличным или широкотравно-разнотравным нижней части крутого склона не связан с явными геоморфологическими границами и обусловлен изменением баланса транзита питательных веществ в пользу привноса. В мелких долинах среди сухих водоразделов (менее 2 м глубиной) отмечено уменьшение требовательности растительности к богатству почвы. Мозаичность почвенно-растительного покрова дна глубоких песчаных долин выражена значительно сильнее, чем на окружающих территориях. В небольшой долине ручья, где олиготрофный ручей, растекаясь, занимает почти все дно, растительность дна долины однообразна и бедна видами. При наличии аллювиального режима крупнопапоротниковые (кроме страусниковых) пятна доминирования в напочвенном покрове и сомкнутый еловый древостой не формируются. Наиболее существенным фактором, обусловливающим смену растительности в ряду от песчаного водораздела до дна долины, является влажность почвы. Увеличение влажности почвы приводит к увеличению продуктивности растительных сообществ в данном ряду. Увеличение интенсивности биологического круговорота с возрастанием влажности приводит к увеличению богатства почвы азотом. Наиболее прогреваемым участком субмеридионально ориентированной долины является подножие крутого склона.

Для разных долин отмечено увеличение трофности местообитаний вниз по течению, причем, судя по оценкам по растительности, особо значимо увеличение

содержания подвижного азота. Для глубоких долин характерна очень большая (по сравнению с прилегающими сообществами) высота древостоя. На краях заболоченных водоразделов у глубоко врезанной долины реки формируются очень короткие долины ручьев с «классическим» продольным профилем русла, быстрой сменой в пространствах небольших пятен доминирования в напочвенной растительности, которые существуют под влиянием слабо дифференцированного по профилю долины древостоя. В большинстве вариантов долин участие высокотравья и сомкнутость травостоя вниз по течению возрастают. При появлении аллювиальности крупные папоротники (кроме *Matteuccia struthiopteris*) снижают свое обилие. Усиление аллювиальности способствует распространению в сообществе вегетативно подвижных видов деревьев, кустарников, трав и мхов. В молодых поймах (происхождение которых может быть связано с деятельностью человека) сложность фитоценоза понижена по сравнению со «старыми» поймами со сходными экологическими режимами. В долинах с увеличивающимся уклоном русла выраженность дна долины уменьшается вниз по течению, аллювиальность отсутствует, увеличивается обилие крупных папоротников, снижается обилие сфагновых и политриховых мхов (они полностью исчезают к V-образной долине), древостой становится более разреженным. Наиболее быстрые изменения в долинах с увеличивающимся уклоном русла происходят при переходе от U-образной к V-образной долине. В долинах ручьев, вытекающих из верховых болот, для их верхнего (иногда и среднего) течения характерен развитый сфагновый ковер, который заменяется ниже по течению покровом из гигрофильных зеленых мхов. Повышение трофности местообитаний в нижней части склонов долины несколько запаздывает по сравнению с дном долины и индуцируется меньшим числом смен растительных сообществ на продольном профиле.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-49411) и программы «Интеграция».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агрохимические методы исследования почвы. М., 1975. 656 с.

Беклемишев В. Н. Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова Земли // Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ-ва. 1956. Вып. 7. С. 77—98.

Ипатов В. С. Описание фитоценоза. СПб., 1998. 94 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. Н. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Ылычского заповедника // Тр. Печоро-Ылычского заповедника. М., 1940. Вып. 2. С. 3—416.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 184 с.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002—1014.

Практикум по почвоведению / Под ред. И. С. Кауричева. М., 1980. 272 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // Scr. Geobot. 1974. Bd 9. 97 s.

SUMMARY

Different types of vegetation complexes are formed in different types of stream valleys. The influence of deep stream valley on dry watershed ecosystems is noticed within the distance up to 10 m from the edge of the valley. The influence of large valley on swamp watershed ecosystems is significant within the distance up to 20 m. Water and nutrient conditions are improved near the sharp slope of valley. While Scots pine is a dominant on poor watershed, European spruce is a dominant

on slopes of stream valleys. Changing of Piceetum myrtillosum in a high part of slope by Piceetum herboso-oxalidosum or nemoralioso-herbosum in low part of steep slope is not connected with geomorphological borders but caused by changing of transit balance of nutrients in deep valleys among oligotrophic watersheds. Patchness of soil and vegetation cover on the bottom of deep sandy stream valley is expressed significantly higher that on adjoined territories. Vegetation of valley bottom is monotonous and poor in species if the valley is small and brook spreads and occupies almost whole bottom. Large fern patches (except *Matteuccia*-dominated ones) in underground vegetation and spruce tree stand are not formed if alluvial regime is present. Moisture is the most significant factor which causes changing vegetation in the row from sand watershed to valley bottom. Increasing soil moisture leads to increasing vegetation productivity in that row. Growth of the biological cycle intensity accompanying moisture increasing leads to growth of nitrogen actual richness of soil.

Soil richness, especially contents of mineral nitrogen, increases downstream. Very short stream valleys with «classical» longitudinal profile are formed on the edge of swampy watershed near deep river valley. Such valleys are characterized by quick space changing of small patches in underground vegetation which are developed under the influence of slightly differentiated tree stand. Herb layer density and participating of tall herbs grow up downstream in the most types of valleys. Increasing of alluvial process promotes expansion of vegetatively active tree, shrub, herb and moss species in plant community. Phytocoenosis complexity is decreased in young floodplains which origin could be caused by human activity in comparing with old floodplains with similar ecological regimes. Downstream expressing of valley bottom decreases, alluvial process is absent, abundance of large ferns increases, abundance of *Sphagnum* and *Polytrichum commune* decreases, tree canopy becomes more opean in the brook valleys with increasing stream slope. The fastest changes takes place when U-shaped valleys is substituted by V-shaped one.

УДК 581.5 Бот. журн. 2003 г., т. 88, № 5

© Л. Д. Копытова

ОСНОВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНОГО РЕЖИМА СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ ЭКОЛОГИЕЙ И БИОМОРФОЛОГИЕЙ

L. D. KOPYTOVA. THE BASIC PARAMETERS OF WATER REGIME OF STEPPE PLANTS IN THE CONTEXT OF THEIR ECOLOGY AND BIOMORPHOLOGY

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск, а/я 1243
Факс (3952) 510754
E-mail: bioin@sifibr.irk.ru
Поступила 16.03.1999
Окончательный вариант получен 05.12.2002

На основе большого фактического материала анализируются связи интенсивности транспирации и оводненности степных растений Онон-Аргунской степи (Восточная Сибирь) с их экологией, биоморфологией, ритмом сезонного развития.
Ключевые слова: экология, биоморфология, транспирация, оводненность.

Структурно-ритмологические особенности степных растений с большим разнообразием экобиоморф изучены достаточно полно (Горшкова, 1971, 1977, 1988; Серебрякова, 1972; Лукина, 1977, и др.), тогда как связи основных показателей водного режима растений с их экологией и биоморфологией остаются по-прежнему недостаточно исследованными.

В задачу данной работы входило изучение сопряженности интенсивности транспирации и оводненности с экологией видов и некоторыми чертами биоморфологии, в частности с формой роста побегов, глубиной проникновения корневых систем и с ритмом сезонного развития растений.

Наблюдения проводились на территории Онон-Аргунской степи, расположенной в юго-восточной части Читинской обл. По мнению В. Б. Сочавы (1964), Онон —

Аргунская степь не имеет себе аналогов и является криоксерофильным центрально-азиатским вариантом настоящих степей, занимающим низкогорные элементы рельефа с широким распространением вечной мерзлоты. Климат резко континентальный, с засушливой и холодной весной, жарким и солнечным летом. Осадки приурочены к июлю—августу, в связи с чем в первой половине вегетационного сезона наиболее деятельные горизонты почвы, обогащенные корневыми системами, крайне бедны доступной влагой. При этом чередование периодов иссушения и достаточного увлажнения повторяется почти ежегодно и динамика запаса влаги в почве по годам довольно стереотипна. Осадков за год выпадает 342 мм (ст. Оловянная), из них более 60 % приходится на вторую половину лета. Средняя температура июля 20 °С, января — –28°. Относительная влажность воздуха в засушливые периоды снижается до 10 %.

Материал и методика

Наблюдения за интенсивностью транспирации и содержанием воды в листьях проведены в типчаково-нителистниковом сообществе, приуроченном к плоской ровной поверхности надпойменной террасы р. Онон. Общее проективное покрытие 60—65 %, около 35—40 % приходится на долю разнотравья, 20 % — злаки, 5 % — бобовые, 1—2 % — осоки. Среди жизненных форм растений преобладает многолетнее разнотравье, главным образом стержнекорневые растения. Обращает на себя внимание обилие видов, имеющих розеточную форму роста. На их долю приходится до 45 % всего видового состава (Горшкова, 1966).

Интенсивность транспирации регистрировалась методом быстрого взвешивания (Иванов и др., 1950), который дает возможность выявить транспирацию каждого компонента в растительном сообществе. Данные по интенсивности транспирации получены при наблюдении с 9—10 до 19—20 ч. Проведена также серия круглосуточных наблюдений. Анализ данных показал, что некоторые виды растений не прекращают расходовать воду в течение суток. Поэтому за минимальную величину интенсивности транспирации принято наименьшее значение ее в период наблюдений с 9 до 20 ч. Содержание воды в растениях определяли термовесовым методом. Повторность взятия проб трехкратная. Пробы высушивали при 105 °С до абсолютно сухого веса (Гусев, 1960). Для определения содержания свободной и связанной воды использован рефрактометрический метод (Маринчик, 1957). Обсуждая данные о свободной или слабо связанной воде, мы имеем в виду ту воду, которая была извлечена из растительных тканей при помощи определенной водоотнимающей силы. Содержание воды в растениях рассчитывали в процентах от сырой массы, а интенсивность транспирации — в граммах воды на грамм сырой массы в час (г/г · ч). Анализ интенсивности транспирации, оводненности листьев по отдельным видам, а также группам растений проведен по средним значениям. В большинстве работ по экологии и биологии растений основное внимание авторы уделяют изучению доминантов растительных сообществ, но при этом не учитывается вся гамма существующих адаптивных реакций растений, возможные пределы отклонения признаков, нет целостной картины экологии сообщества. Поэтому наряду с изучением доминирующих видов в сообществе возникает необходимость исследовать максимально возможное число видов. Нами в сообществе исследовано 58 видов растений.

Результаты и обсуждение

Водообмен и экология видов

Основным признаком при выделении экологических групп является отношение растений к воде, формирующим определенные морфологические, анатомические и физиологические признаки. На основе этого в пределах степных сообществ Забай-

ТАБЛИЦА 1

Характер распределения интенсивности транспирации по экологическим группам растений

Группа растений	Доля встречаемости, %						
	0—0.2	0.2—0.4	0.4—0.6	0.6—0.8	0.8—1.0	1.0—1.2	1.2—1.4
Стипаксерофиты	—	—	100	—	—	—	—
Эуксерофиты	—	—	27	36	32	5	—
Криоксерофиты	—	—	—	45	46	9	—
Мезоксерофиты	—	—	12	6	29	41	12
Ксеромезофиты	—	—	—	20	20	60	—

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность транспирации различных экологических групп степных растений

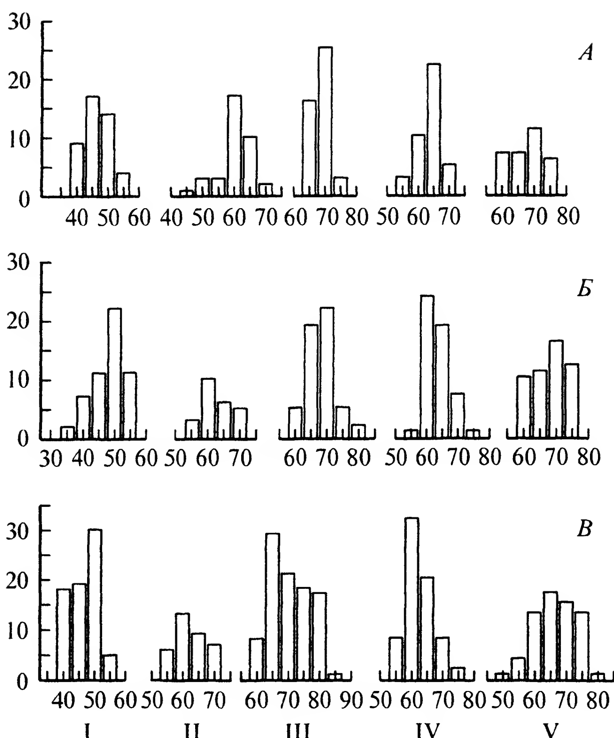
Группа растений	Интенсивность транспирации, г/г · ч	Коэффициент вариации, %	Доля от общего числа видов, %
Стипаксерофиты	0.53 ± 0.03	9	5
Эуксерофиты	0.73 ± 0.04	26	38
Криоксерофиты	0.81 ± 0.05	21	19
Мезоксерофиты	0.95 ± 0.05	23	29
Ксеромезофиты	0.96 ± 0.06	15	9

калья выделено 6 групп растений со следующим процентным соотношением: эуксерофиты — 47 %, стипаксерофиты — 7, криоксерофиты — 18, мезоксерофиты — 19, ксеромезофиты — 8, галоксерофиты — 1 % (Горшкова, 1977). Нами была предпринята попытка количественно оценить уровень интенсивности транспирации и оводненности растений 5 экологических групп (исключая галоксерофиты).

Интенсивность транспирации в группе эуксерофитов изучена у 20 видов растений: *Astragalus tenuis*, *Carex duriuscula*, *Leontopodium leontopodioides*, *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis* и др. Это в основном ксероморфное степное разнотравье. У *Saussurea salicifolia*, *Cymbaria dahurica*, *Potentilla leucophylla*, *Leibnitzia anandria* отмечены значительные колебания интенсивности транспирации от 0.46 до 1.24 г/г · ч , при этом в 68 % случаев они находятся в интервале 0.6—0.8 и 0.8—1.0 г/г · ч (табл. 1). Такой разброс можно объяснить весьма неоднородным составом экобиоморф по ритмике развития, глубине проникновения корневых систем и другим признакам. Средняя величина интенсивности транспирации в группе составляет 0.73 г/г · ч (табл. 2). Содержание воды в листьях у отдельных групп растений изображено в виде гистограмм (см. рисунок).

Группа эуксерофитов по оводненности листьев (66 %) занимает среднее положение среди других групп растений. Содержание воды в корневых системах также невелико (до 36 %), что ниже, чем у мезофильных групп, но заметно выше, чем у дерновинных злаков. В этой группе отмечен самый высокий водный дефицит (до 52 %).

Следующая группа — узколистные дерновинные злаки, которые по классификации Д. И. Колпикова (1957) отнесены к группе стипаксерофитов, в исследуемом типчаково-нителистниковом сообществе играет доминирующую роль. Нами изучено 3 вида данной группы: *Festuca lenensis*, *Koeleria gracilis*, *Stipa baicalensis*. Среднее значение интенсивности их транспирации 0.53 г/г · ч, что на 20—40 % ниже, чем у растений других групп (табл. 2). Группа стипаксерофитов наиболее однородна по составу, и все полученные нами значения лежат в границах одного класса 0.4—0.6 г/г · ч (табл. 1). Пониженная интенсивность транспирации сочетается с низким



Содержание воды в листьях у отдельных экологических групп растений в различные по увлажнению периоды.

А — засушливый период, *Б* — средний, *В* — благоприятный. I — стип-, II — эу-, III — мезо-, IV — криоксерофиты. V — ксеромезофиты. По оси ординат — число определений, %; по оси абсцисс — значение признака, %.

содержанием воды в листьях (47 %). В засуху оводненность листьев составляет 45—50 %, причем 38—40 % всех наблюдений приходится на интервал 45—50 %. В благоприятные по увлажнению периоды наибольшее число наблюдений находится в интервале 50—55 % (см. рисунок). Особенно мало воды содержат шнуровидные жесткие корни (до 25 %), которые в основном выполняют функцию поглощения воды и подачи ее в надземные органы, не создавая запаса, в отличие от сочных глубокостержневых корней мезоксерофитов. На протяжении всего сезона злаки испытывают значительный водный дефицит.

Группа криоксерофитов, широко распространенная в Забайкалье, сочетает в себе черты ксеро- и мезоморфной структуры. Рассмотрено 11 видов этой группы: *Filifolium sibiricum*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Oxytropis filiformis*, *O. grandiflora*, *O. caespitosa*. *O. myriophylla*, *Scabiosa comosa*, *Astragalus adsurgens*, *A. tenuis*, *Clematis hexapetala*, *Artemisia commutata*. Вследствие более сбалансированного водного режима резких колебаний транспирации у них не наблюдается. Средняя величина интенсивности транспирации составляет 0.81 г/г · ч. Разброс незначителен — 45—46 % всех показателей лежат в пределах классов 0.6—0.8 и 0.8—1.0 г/г · ч, и только 9 % имеют значение 1.0—1.2 г/г · ч (табл. 1). Содержание воды повышено до 65—75 %. В сухие вегетационные периоды оводненность варьирует в пределах 55—73 %. Влажность корней также достаточно высокая (50 %). Максимальное значение водного дефицита составляет 30 %.

У мезоксерофитов показатели водного режима учтены у *Scutellaria baicalensis*, *Stellera chamaejasme*, *Trigonella ruthenica*, *Polygonum angustifolium*, *Potentilla tanacetifolia*, *Galium verum*, *Iris dichotoma*, всего 17 видов растений. Интенсивное развитие мезоксерофитов сочетается с высокой транспирацией. Средняя многолетняя величина ее составляет 0.95 г/г · ч. В 70 % всех определений транспирация находится в преде-

лах 0.8—1.2, в 12 % определений — в пределах 1.2—1.5 г/г · ч (табл. 1). Регулируется водообмен этих растений, видимо, за счет хорошо развитых корневых систем, содержащих значительный запас влаги в тканях. Повышенная интенсивность транспирации сочетается с высоким содержанием воды в листьях. В засушливые периоды оводненность листьев варьирует в пределах 65—80 %, при этом 80—94 % наблюдений лежат в пределах 65—75 %. Во влажные периоды амплитуда колебаний оводненности тканей листьев несколько увеличивается — 60—90 %, что связано с оптимальным режимом тепла и влаги воздуха и почвы. Наибольшее число наблюдений (91 %) падает на 65—85 % (см. рисунок). Содержание воды в корнях составляет 56 %. Максимальный водный дефицит не превышает 35 %.

Группа ксеромезофитов в отличие от предыдущей немногочисленна, анализировалось всего 7 видов растений: *Thalictrum petaloideum*, *Serratula centauroides*, *Hemerocallis flava*, *Sanguisorba officinalis*, *Haplophyllum dahuricum*, *Phlomis tuberosa*, *Rheum undulatum*. Средний расход воды на транспирацию — 0.96 г/г · ч (табл. 2). В 60 % наблюдений интенсивность транспирации отмечена в интервале 1.0—1.2, в 40 % — в интервале 0.6—1.0 г/г · ч. Содержание воды в листьях высокое, в среднем по группе 72 %. Диапазон варьирования в сухие периоды приходится на интервал 60—75 %. Во влажные периоды частота встречаемости увеличивается до 65—80 %, т. е. общее содержание воды внутри каждой группы является сугубо специфичным признаком.

Таким образом, из приведенного обзора видно, что чем больше группы отличаются друг от друга по степени ксероморфизма, тем значительнее различия в показателях их водного режима.

Структура побегов и особенности водного режима растений

Выделяется 2 основных типа структуры надземных побегов растений — розеточный и безрозеточный. Различие этих форм сводится к способности растений развивать побеги со сближенными узлами и нормально развитыми зелеными листьями. У промежуточной полурозеточной группы растений до перехода в генеративную фазу побеги находятся в состоянии розетки, в генеративной же фазе побеги не являются специализированными, а несут листья. Образование розетки связано с торможением роста междоузлия под влиянием неблагоприятных климатических факторов среды и имеет большое адаптационное значение. Кроме того, отсутствие вытянутого главного побега у розеточных растений способствует более рациональному использованию небольшого запаса пластических веществ (Голубев, 1965; Серебрякова, 1972). Своеобразные экологические условия степей Забайкалья (общая аридность климата, высокие дневные температуры, низкая относительная влажность воздуха, обилие солнечного света, а также недостаток влаги в почве) способствовали созданию самобытного комплекса растительности и оказали существенное влияние на структурные особенности травянистых растений. Установлено, что во флоре Забайкальских степей преобладают растения с розеточной формой роста (Горшкова, 1966).

В степном ценозе верхние, наиболее деятельные горизонты почвы, обогащенные корневыми системами, крайне бедны доступной влагой. В отдельные засушливые годы и периоды вегетации в слое 0—50 см доступная влага составляет не более 7 мм. Поэтому розеточным формам роста свойственно более низкое содержание воды и ее фракции (52 % против 70 % у безрозеточных и соответственно свободной воды 20 и 28 %) (табл. 3). Разница в средних показателях между группами розеточных и безрозеточных растений статистически достоверна при 99 %-м уровне вероятности (пороговое значение для t равно 3.7).

Особенности интенсивности транспирации в связи с формой роста, как и содержание воды в листьях, наиболее ярко проявляются при усилении степени розеточности (табл. 4). Величина интенсивности транспирации в степном ценозе закономерно снижается по мере нарастания признака розеточности. Различие между группами

ТАБЛИЦА 3

Влияние структуры побегов многолетних травянистых растений на содержание воды в их листьях (среднее содержание по группам, % от сырой массы)

Структура побега	Содержание воды			Степень связанности
	общей	свободной	связанной	
Розеточная	52 ± 1.6	20 ± 0.8	32 ± 0.9	61
Полурозеточная	68 ± 1.7	35 ± 1.2	33 ± 1.1	48
Безрозеточная	70 ± 0.9	28 ± 1.1	43 ± 1.2	57

ТАБЛИЦА 4

Влияние структуры побегов многолетних травянистых растений на изменение интенсивности их транспирации (среднее значение по группам, г/г · ч)

Структура побега	Встречаемость в ценозе, %	Интенсивность транспирации, г/г · ч	Вариация
Розеточная	45	0.73 ± 0.03	19
Полурозеточная	31	0.88 ± 0.05	24
Безрозеточная	24	0.89 ± 0.05	23

розеточных и безрозеточных форм роста растений по транспирации составляет 99 % (пороговое значение 2.8). Следовательно, среди растений с розеточной формой роста, имеющих широкое распространение в степных ценозах Забайкалья, мы наблюдаем низкое содержание воды и интенсивности транспирации в их тканях в сравнении с безрозеточными формами. В разных биоморфологических группах имеются различия и в степени варьирования признаков. Меньший диапазон варьирования наблюдается в группе розеточных видов. Варьирование общей оводненности менее выражено по сравнению с интенсивностью транспирации и имеет прямо противоположную тенденцию. А. А. Горшковой (1988) у степных растений Тувы выявлен аналогичный характер взаимосвязи формы роста побегов и некоторых параметров водного режима. Отмечено, что содержание воды в листьях розеточных видов ниже, чем у безрозеточных.

Таким образом, анализ взаимосвязи структуры побегов и некоторых показателей водного режима позволил установить, что розеточные растения, которые широко распространены в условиях сухих и холодных степей юга Забайкалья, обнаруживают не только значительно меньший уровень содержания воды в листьях и интенсивность их транспирации, но и сохраняют более стабильный ход этих процессов при резких колебаниях условий среды.

Интенсивность транспирации растений и глубина проникновения корневых систем

По классификации А. А. Роде (1955), в степях юго-восточного Забайкалья господствует основной непромывной тип водного режима почв, для которого характерно отсутствие сквозного промачивания почвенной толщи и проникновения влаги атмосферных осадков на незначительную глубину. Неоднородность режима увлажнения почвы на разных глубинах приводит, в свою очередь, к дифференциации видов по этому признаку. Все исследуемые растения разделены на 3 группы. 1-я группа — с поверхностной корневой системой до 50 см, растения 2-й группы — до 100 см, 3-я группа — с глубинной корневой системой до 150—200 см (Горшкова, 1966).

ТАБЛИЦА 5

Взаимосвязь интенсивности транспирации и глубины проникновения корневых систем растений

Корневая система	Интенсивность транспирации, г/г · ч	Коэффициент вариации, %	Доля от видового состава, %
Поверхностная	0.71 ± 0.05	22	26
Средняя	0.76 ± 0.04	26	56
Глубинная	0.98 ± 0.06	25	18

Растения с поверхностной корневой системой из-за часто иссушаемого верхнего слоя почвы составляют примерно четвертую часть всего видового состава — 26%. Наиболее многочисленна (56%) группа растений со средней по глубине корневой системой. Корни растений на этих глубинах испытывают наиболее благоприятный режим тепла и влаги. Самая малочисленная (18%) 3-я группа растений с глубоко проникающей корневой системой. Виды растений, объединенные по степени проникновения корневых систем, неоднородны по экологическому составу (табл. 5), например, самая многочисленная группа со средней корневой системой объединяет виды растений с повышенной, средней и низкой интенсивностью транспирации. Группа с глубинной корневой системой представлена в основном криоксерофитами, мезоксерофитами и ксеромезофитами. Из табл. 5 видно, что с увеличением глубины проникновения корневой системы интенсивность транспирации увеличивается до 0.98 г/г · ч против 0.71 г/г · ч у растений с поверхностной корневой системой. Коэффициент вариации интенсивности транспирации у всех групп колеблется в небольших пределах от 22 до 26%. Различия в средних показателях интенсивности транспирации между группами с глубинной и поверхностной корневыми системами статистически достоверны при 99%-м уровне вероятности (*t* равно 3.1), а для глубинной и средней групп при 95%-м уровне достоверности (*t* равно 2.2).

Таким образом, связь транспирации с глубиной проникновения корневых систем наиболее полно проявляется у крайних групп растений.

Связь интенсивности транспирации и ритма сезонного развития растений

Все исследуемые растения разделены на 4 группы по ритмике сезонного развития (Горшкова, 1977): ранневесенние, цветущие в первой половине мая; поздневесенние — с цветением во второй половине мая; раннелетние — с цветением в июне—начале июля; позднелетние — во второй половине июля. Ранневесенняя группа объединяет 10 видов, главным образом типичных ксерофитов. Эуксерофиты и криоксерофиты представлены всеми сезонными группами, адаптированными не только к холодной и засушливой весне, но и полно используют наиболее благоприятную часть вегетационного сезона. Ранневесенняя группа растений имеет достаточно высокое значение интенсивности транспирации — 0.86 г/г · ч (табл. 6). Связано,

ТАБЛИЦА 6

Связь интенсивности транспирации и ритма сезонного развития растений

Группа растений	Интенсивность транспирации, г/г · ч	Коэффициент вариации, %	Доля от видового состава, %
Ранневесенние	0.86 ± 0.06	24	14
Поздневесенние	0.68 ± 0.04	23	10
Раннелетние	0.85 ± 0.06	28	28
Позднелетние	0.83 ± 0.04	28	48

вероятно, это с тем, что в первой половине мая медленное оттаивание почв ограничивает испарение воды с ее поверхности и создает некоторый запас доступной влаги для растений. У поздневесенних видов растений отмечена пониженная интенсивность транспирации по сравнению с другими группами, среднемноголетняя величина составляет 0.68 г/г · ч. Во время цветения этой группы растений наблюдается, как правило, быстрое нарастание тепла, осадков выпадает мало, а имеющийся запас влаги в почве интенсивно расходуется на физическое испарение с ее поверхности и транспирацию. Ранне- и позднелетние виды растений также имеют высокие средние значения интенсивности транспирации, близкие к растениям ранневесенней группы.

Таким образом, при анализе водного режима и сезонной ритмики растений четко выделяются только 2 первые группы, составленные преимущественно эуксерофитами с небольшим участием криоксерофитов.

Заключение

Анализ интенсивности транспирации и содержания воды у 58 исследуемых видов растений, различающихся по экологии, биоморфологии, ритму сезонного развития, позволил произвести количественную оценку зависимости между упомянутыми показателями.

По степени ксероморфизма наиболее четко выделяются экологические группы растений от стипаксерофитов до ксеромезофитов. Так, стипаксерофиты и эуксерофиты по интенсивности транспирации различаются с уровнем достоверности 99 %. Критерий достоверности различий между стипаксерофитами и ксеромезофитами достигает максимальной величины (*t* равно 5.9). У эуксерофитов различия с другими группами также существенны. Между близкими по экологии группами различия по интенсивности транспирации недостоверны (табл. 2). Различен и характер распределения частот признака. Так, у стипаксерофитов все значения транспирации лежат в пределах низкого класса (0.4—0.6 г/г · ч), мезоксерофиты же обнаружили широкий диапазон варьирования (до 1.2—1.4 г/г · ч) этого процесса.

Повышенная интенсивность транспирации у изученных степных растений сочетается с высоким содержанием воды в листьях. Амплитуда колебаний оводненности тканей листьев у разных экологических групп изменяется в меньшей степени в периоды недостатка влаги в почве и более выражена при оптимальном режиме тепла и влаги (см. рисунок).

Влияние структуры побегов на содержание воды в листьях и их интенсивность транспирации, а также связь транспирации с глубиной проникновения корневых систем наиболее четко проявляется у крайних групп растений. У растений с поверхностной корневой системой она в среднем равна 0.71, у видов с глубинной — 0.98 г/г · ч, что, несомненно, связано с более благоприятным и стабильным характером увлажнения.

Изученные виды растений своеобразны и по характеру ритма сезонного развития. Группе растений, имеющей высокий уровень расхода воды на транспирацию, свойственен и наиболее короткий период развития. Весь период роста и развития приурочен к ранней весне и первой половине лета. Так, ранневесенние и раннелетние виды растений имеют близкие величины интенсивности транспирации с позднелетней группой, и различия между ними по этому показателю недостоверны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., 1965. 287 с.

Горшкова А. А. Биология степных и пастбищных растений Забайкалья. М., 1966. 273 с.

Горшкова А. А. Экология водного режима степных растений Забайкалья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск, 1971. С. 6—113.

Горшкова А. А. Сроки зацветания растений в связи с биоморфологией // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск, 1977. С. 43—52.

Горшкова А. А. Основные черты водного режима растений // Экология степных растений Тувы. Новосибирск, 1988. С. 48—99.
Гусев Н. А. Некоторые методы исследования водного режима растений. Л., 1960. 21 с.
Журавлева Н. А. Физиология травянистого сообщества. Новосибирск, 1994. 169 с.
Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения интенсивности транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185.
Колпиков Д. И. Сравнительное изучение водного режима и засухоустойчивости стипаксерофитов // Памяти акад. Н. А. Максимова. М., 1957. С. 57—68.
Лукина И. А. Сезонные ритмы растений и сообществ // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск, 1977. С. 24—43.
Маринчик А. Ф. Особенности физиологических процессов в связи с состоянием воды в листьях и продуктивностью сортов сахарной свеклы // Биологические основы орошаемого земледелия. М., 1957. С. 584—594.
Роде А. А. Водные свойства почв и грунтов. М., 1955. 130 с.
Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1972. С. 84—169.
Сочава В. Б. Онон-Аргунская степь как объект стационарных физико-географических исследований // Алкучанский Говин. М.; Л., 1964. С. 3—23.

SUMMARY

The analysis of transpiration rates and water contents in leaves of 58 species of steppe plants differing in their ecology, biomorphology and flowering rhythm, allowed a quantitative evaluation of water regime relations to the characters mentioned.

УДК 582.623.2:581.522.5(470.322) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 5

© К. Ф. Хмелев, В. Н. Хватова

ВОЗДЕЙСТВИЕ ВЫБРОСОВ НОВОЛИПЕЦКОГО МЕТАЛЛУРГИЧЕСКОГО КОМБИНАТА НА СТРУКТУРУ ОДНОЛЕТНИХ СТЕБЛЕЙ РОДА *POPULUS* (*SALICACEAE*)

K. F. KHMELEV, V. N. KHVATOVA. EFFECT OF EJECTIONS OF THE NOVOLIPETSK INTEGRATED METALLURGICAL PLANT ON THE STRUCTURE OF ANNUAL SHOOTS OF *POPULUS* SPECIES (*SALICACEAE*)

Воронежский государственный университет
394693 Воронеж, Университетская пл., 1
Поступила 15.01.2001

Изучены структурные изменения однолетних стеблей *Populus alba* L., *P. nigra* L. и *P. tremula* L., возникшие в результате действия промышленных токсикантов. Стебли с загрязненных участков характеризуются образованием лизигенных межклетников в первичной коре, усиленной склерификацией первичной коры и флоэмы, уменьшением доли вторичных тканей и изменением количественных параметров элементов водопроводящей системы. У *P. tremula* соответствующие изменения проявляются в пределах пятикилометровой зоны. *P. alba* и *P. nigra* являются более устойчивыми видами по отношению к токсикантам и изменения в структуре их стеблей достоверны по отношению к контролю в пределах 3 км.
Ключевые слова: газоустойчивость, лизигенные межклетники, склереиды, склерификация.

Изучение последствий влияния загрязнений окружающей среды на живые организмы — актуальная проблема современности. Большое количество исследований посвящено изучению воздействия промышленных токсикантов на растения. К настоящему моменту накоплен обширный материал по анатомо-морфологическому строению листьев в связи с газоустойчивостью растений, в то время как изменчивость признаков микроструктуры побегов изучена в меньшей степени. Однако атмосферные токсиканты проникают в растения не только через листья, но и через неодревесневшие стебли. Газообразные вещества, поступившие в стебли, перемещаются в другие органы, в частности во вновь формирующиеся листья (Илькун, 1971, 1978). Действие

фитотоксикантов на стебли сказывается в угнетении камбиальной активности и гибели клеток.

Наши исследования направлены на изучение особенностей структурной реакции однолетних стеблей некоторых представителей рода *Populus* L. на воздействие выбросов Новолипецкого металлургического комбината (НЛМК). Целью работы является оценка влияния степени загрязнения на изменения в тканях и структурных элементах годичных стеблей у различных видов тополей.

Тополя являются быстрорастущими деревьями, дают большую биомассу, обладают высокой газопоглотительной способностью и в связи с этим широко используются для озеленения промышленных площадок. Особенности структурной реакции видов наряду с другими показателями могут быть учтены при создании зеленых насаждений, способных произрастать в жестких условиях.

Объекты и методика

Объектами исследований являются однолетние стебли 17—23-летних деревьев 3 видов рода *Populus*, принадлежащих к 2 подродам: подроду *Leuca* — *P. alba*, *P. tremula* и подроду *Eupopulus* — *P. nigra*. Сбор материала проводился в 1998—2000 гг. в городе Липецке и Липецкой обл. Средняя концентрация наиболее важных токсикантов, загрязняющих атмосферу, на территории НЛМК и прилежащих территориях в 1998—2000 гг. составляла: сероводород — 1.5 ПДК, оксид углерода, диоксид азота, бензол — 2 ПДК, фенол — 2.5 ПДК, аммиак, коксовая пыль — 3 ПДК. Данные представлены комплексной лабораторией по мониторингу окружающей среды. Образцы отбирали на пробных площадях (п. п.), заложенных на расстоянии 0.5, 3, 5, 10 км (1, 2, 3, 4 п. п. соответственно) от комбината, согласно розе ветров. Контрольная пробная площадь (5 п. п.) заложена на расстоянии 25 км в направлении, противоположном господствующим ветрам. На каждой пробной площади с 4 модельных деревьев с западной стороны (из средней части кроны) взято по 4 побега. Препараты готовились и исследовались по общепринятым анатомическим методикам (Яценко-Хмелевский, 1954; Фурст, 1979). Строение стеблей изучалось на поперечных, радиальных, тангентальных срезах и мацерированном материале. Исследования проводились на микроскопах «Jenamed» и МБС-9. Процентное содержание элементов определяли с помощью точечного интеграционного окуляра (Hoster, Spring, 1971). Статистическая обработка данных проводилась на ЭВМ. Достоверность различий между сравниваемыми показателями оценивалась с помощью t-критерия Стьюдента (Лакин, 1990).

Результаты исследования

Форма стеблей у тополей на поперечном срезе округлая, у *P. alba* может быть цилиндрической. Годичные стебли *P. nigra* и *P. tremula* голые, а у *P. alba* покрыты густым беловойлочным опушением. В концу вегетационного периода в стеблях этих видов формируется перидерма. Толщина перидермы составляет в среднем 68 мкм. Феллема представлена 2—3 слоями клеток таблитчатой формы. Феллодерма в стеблях исследуемых тополей не выражена. В условиях воздействия промышленных выбросов покровные ткани исследуемых видов имеют тенденцию к утолщению (табл. 1).

Первичная кора сложена паренхимными клетками, которые содержат большое количество крахмальных зерен и кристаллы оксалата кальция. Колленхима уголкового типа хорошо заметна лишь у *P. tremula*. Первичная кора тополей сильно склерифицирована. Радиальная протяженность этой ткани составляет в среднем 500 мкм. Первичная кора угнетенных растений по сравнению с контролем характеризуется увеличением радиальной протяженности, увеличением объема лизигенных

ТАБЛИЦА 1

Радиальная протяженность тканей в однолетних стеблях тополей, мкм

№ п. п.	Название ткани				
	перидерма	первичная кора	флоэма	ксилема	сердцевина
			Populus alba		
1	70.0 ± 0.98	732.1 ± 12.75*	153.3 ± 2.13*	593.2 ± 11.89*	460.0 ± 10.25
2	71.8 ± 1.26	690.0 ± 12.07*	150.8 ± 2.06*	590.5 ± 13.02*	490.3 ± 13.06
3	70.3 ± 1.17	540.2 ± 11.14	170.4 ± 3.70*	720.0 ± 10.06	479.9 ± 12.25
4	74.6 ± 1.00	556.3 ± 12.10	182.3 ± 2.93	693.7 ± 12.95	488.3 ± 10.50
5	74.1 ± 1.10	537.1 ± 12.16	190.8 ± 2.99	726.1 ± 14.03	470.0 ± 11.36
			Populus nigra		
1	61.3 ± 2.08	606.7 ± 11.36*	125.2 ± 3.41*	600.3 ± 12.01*	609.1 ± 10.76
2	63.5 ± 1.53	605.5 ± 11.04*	130.7 ± 2.01*	593.3 ± 10.32*	601.7 ± 10.75
3	62.1 ± 0.90	400.3 ± 12.20	184.3 ± 2.12*	740.1 ± 8.74	610.6 ± 10.13
4	66.4 ± 0.96	425.8 ± 13.67	203.8 ± 3.75	700.4 ± 9.03	609.5 ± 11.09
5	65.3 ± 2.08	408.9 ± 14.06	202.1 ± 2.99	761.2 ± 9.09	608.2 ± 7.15
			Populus tremula		
1	62.5 ± 1.70	710.1 ± 9.03*	102.4 ± 1.97*	492.2 ± 8.39*	425.1 ± 10.00
2	61.3 ± 1.78	697.1 ± 14.13*	138.7 ± 1.45*	498.1 ± 10.21*	424.0 ± 10.93
3	61.1 ± 1.38	680.1 ± 11.07*	130.2 ± 2.44*	503.1 ± 6.17*	458.0 ± 11.70
4	66.3 ± 0.98	534.8 ± 10.03	200.1 ± 2.71	656.1 ± 12.13	440.2 ± 10.30
5	65.7 ± 1.72	500.1 ± 10.09	195.4 ± 2.16	700.2 ± 6.06	445.3 ± 13.70

Примечание. * — достоверно по отношению к контролю.

межклетников и усилением склерификации. У *P. tremula* ширина первичной коры в контроле на 180—210 мкм меньше, чем у стеблей, отобранных в пределах загрязненной зоны, у *P. alba* меньше — на 134—195 мкм, а у *P. nigra* — на 146—210 мкм (табл. 1). В первичной коре у 65 % стеблей *P. tremula*, отобранных с загрязненных пробных площадок, наблюдается образование лизигенных межклетников. Они представляют собой целую сеть разрушившихся (до полного исчезновения) оболочек клеток. У контрольных растений паренхима первичной коры сложена довольно плотно, межклетники небольшие, встречаются редко. В отличие от *P. tremula*, *P. alba* и *P. nigra* на опытных площадях имеют более плотно сложенную коровую паренхиму. Склереиды в коре тополей, произрастающих в условно чистой зоне, встречаются единично, реже собраны в мелкие группы по 2—3. В загрязненной же зоне склереиды объединяются в более крупные группы по 4—6 клеток, их процентное содержание увеличивается почти в 2 раза.

Ширина флоэмы составляет примерно 195 мкм. Наружная ее часть представлена сильно развитыми волокнами протофлоэмы, собранными в группы. Вторичная флоэма состоит из ситовидных трубок с клетками-спутниками, паренхимы и волокон, встречаются и склереиды. Последние наиболее сильно развиты у *P. alba*, в то время как у *P. nigra* практически не встречаются (Косиченко, Раскатов, 1972). Флоэма растений, подвергшихся воздействию фитотоксикантов, характеризуется сильной склерификацией и мощным развитием волокон протофлоэмы, которые у растений с контрольных пробных площадок собраны в небольшие округлые группы. У угнетенных же растений группы волокон имеют более вытянутую форму, их тангентальный размер в 4—5 раз превышает радиальный. Процентное содержание склереид у *P. alba* и *P. tremula* на загрязненных пробных площадках в 2—2.5 раза больше, чем на контрольной площадке. У *P. nigra* значительного изменения в количестве склереид

ТАБЛИЦА 2

Объем механических тканей флоэмы тополей (волокон и склереид), %

Название вида	№ пробной площадки				
	1	2	3	4	5
Populus alba	60	57	38	40	41
Populus nigra	28	20	21	23	21
Populus tremula	50	50	47	40	36

и волокон не наблюдается. Данные по объему волокон и склереид во флоэме представлены в табл. 2. Диаметр ситовидных трубок практически не изменяется в зависимости от степени загрязнения. Радиальная протяженность флоэмы больше на контрольных площадях. Наиболее ярко изменения в приросте флоэмы выражены у *P. tremula*, опытные показатели в 2 раза меньше контрольных.

Гистологический анализ показал, что ксилема тополей на 90 % состоит из волокон либриформа и сосудов, а 10 % приходится на сердцевинные лучи. Древесной паренхимы очень мало, она апотрахеальная, терминального типа. Сосуды рассеяны по всему кольцу ксилемы, диаметр их 35—38 мкм, располагаются они группами по 2—5 и имеют угловатые очертания, реже встречаются одиночные сосуды округлой формы. Членики сосудов без утолщений, с короткими клювиками и косыми простыми перфорационными пластинками. Сочленяются сосуды друг с другом и с лучами окаймленными порами. Волокна либриформа тонкостенные, на концах с зубцами.

ТАБЛИЦА 3

Характеристика сосудов ксилемы однолетних стеблей тополей

№ пробных площадок	Показатель		
	длина члеников сосудов, мкм	диаметр сосудов, мкм	количество сосудов на 1 мм^2
		Populus alba	
1	42.7 ± 1.80*	30.2 ± 1.30*	109.0 ± 3.00*
2	43.2 ± 1.72*	30.9 ± 0.94*	106.7 ± 3.71*
3	53.5 ± 1.91	40.7 ± 2.00	83.7 ± 4.00
4	68.7 ± 1.35	58.3 ± 1.93	83.2 ± 2.35
5	64.5 ± 1.13	50.1 ± 2.00	84.7 ± 2.11
		Populus nigra	
1	29.0 ± 0.79*	21.0 ± 0.99*	85.1 ± 3.09*
2	29.7 ± 0.78*	22.0 ± 1.02*	89.0 ± 2.06*
3	40.5 ± 1.32	29.2 ± 2.03	68.6 ± 3.03
4	42.7 ± 1.07	29.9 ± 1.95	69.5 ± 2.00
5	42.5 ± 1.08	30.7 ± 1.17	67.4 ± 2.36
		Populus tremula	
1	32.2 ± 1.30*	25.3 ± 1.31*	99.7 ± 4.90*
2	36.2 ± 1.50*	27.9 ± 1.19*	95.6 ± 5.09*
3	40.0 ± 1.72*	28.3 ± 1.51*	90.0 ± 5.06*
4	67.0 ± 1.73	50.0 ± 1.04	63.0 ± 7.16
5	65.3 ± 1.28	50.7 ± 1.71	60.2 ± 2.95

Примечание. * — достоверно по отношению к контролю.

поры простые щелевидные. Сердцевинные лучи однорядные, узкие, прямые, гомогенные, многослойные и довольно многочисленные. Они соединяются с сосудами простыми порами, которые располагаются на 1—2 рядах краевых клеток. В целом строение древесины тополей относительно однородное (Гзырян, 1952). Различия имеют место в тонкой структуре гистологических элементов древесины (Гольтраф, 1982). Толщина ксилемы показывает четкую зависимость от уровня загрязнения. Так же, как и доля флоэмы, доля ксилемы уменьшается на загрязненных участках, причем в большей степени у неустойчивой осины (табл. 1). Изменяются и количественные показатели структурных элементов ксилемы. У растений, подверженных воздействию фитотоксикантов, уменьшается диаметр сосудов в среднем на 45 % от контроля, сокращается длина их члеников на 25—30 %, увеличивается число сосудов на 1 мм^2 на 25—35 % от контроля (табл. 3).

Сердцевина исследуемых видов хорошо выражена, с заметной перимедуллярной зоной, имеет пятиугольную форму, ее клетки крупные, тонкостенные. В некоторых случаях в условиях стресса наблюдается плохо развитая сердцевина.

Обсуждение результатов

Наши исследования подтвердили литературные данные об изменении анатомической структуры стеблей под воздействием фитотоксикантов (Луговской, 1992; Косиченко, 1999). В первичной коре происходит образование лизигенных межклетников. Наблюдается интенсивная склерификация первичной коры и флоэмы. Уменьшается доля вторичных тканей. В проводящей системе изменяются количественные параметры сосудов: сокращается длина члеников сосудов, их диаметр, увеличивается количество сосудов на 1 мм^2. Изменение соотношения тканей в стеблях связано с подавлением деятельности камбия, что ведет к сокращению растяжения клеток. Под влиянием техногенных выбросов сокращается не только интенсивность, но и период камбиальной активности, главным образом, за счет второй половины вегетации (Лобжанидзе и др., 1990). Надо отметить, что прирост ксилемы и флоэмы различается у видов с разной устойчивостью. Камбиальная активность серебристого и черного тополей подавляется в меньшей степени, чем у осины. Происходящие структурные изменения имеют адаптивное значение, они необходимы для поддержания основных физиологических процессов. Наши исследования подтверждают факт ксероморфизма побегов и неспецифичности реакции организма на клеточном уровне. Адаптация растений к антропогенной среде проявляется в любом органе и на различных уровнях, а общая устойчивость организма за счет существования различных ее форм.

В определенной мере наши данные подтвердили сведения о газоустойчивости исследуемых видов. Так, *P. tremula* относится к чувствительным видам, а *P. alba* и *P. nigra* — к среднеустойчивым видам (Кулагин, 1974; Николаевский, 1979; Газоустойчивость..., 1980). Количественное выражение параметров стеблей последних двух видов на расстоянии 4—5 км от комбината аналогично таковым в контроле, тогда как *P. tremula* чувствует себя угнетенно в пределах всей 5-километровой зоны. Это свидетельствует о том, что варьирование признаков происходит в пределах нормы реакции, которая у каждого вида, а порой и у каждой особи вида реализуется индивидуально и закреплена наследственно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Газоустойчивость растений / Отв. ред. В. С. Николаевский. Новосибирск, 1980. 243 с.

Гзырян М. С. Семейство *Salicaceae* и его положение в системе покрытосеменных по данным анатомии древесины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1952. 23 с.

Гольтраф Е. И. Исследование древесины представителей рода *Populus* (*Salicaceae*) с помощью сканирующей электронной микроскопии // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 5. С. 1070—1073.

Илькун Г. М. Газоустойчивость растений. Киев, 1971. 146 с.

Илькун Г. М. Загрязнители атмосферы и растения. Киев, 1978. 246 с.

Косиченко Н. Е. Влияние генотипа-среды на формирование микроструктуры стебля и диагностика технических свойств, роста и устойчивости древесных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 1999. 40 с.

Косиченко Н. Е., Раскатов П. Б. Сравнительное изучение структурных элементов флоэмы в побегах и стволах осины, липы и ясеня // Межвуз. науч. тр. «Лесоводство, лес, культ., охрана и защита леса». Брянск. 1972. Вып. 1. С. 62—67.
Кулагин Ю. З. Древесные растения и промышленная среда. М., 1974. 124 с.
Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.
Лобжанидзе Э. Д., Джохадзе Г. К., Джибладзе Л. О. Влияние техногенных выбросов на деятельность меристематических тканей и вегетационный прирост древесных растений в Восточной Грузии // Матер. II Всесоюзн. совещ. по эколог. анатомии раст. «Современные проблемы экологической анатомии растений». 10—16 сентября 1990. Владивосток, 1990. С. 89—90.
Луговской А. М. Анатомические изменения стебля сосны обыкновенной и дуба черешчатого при загрязнении атмосферы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1992. 25 с.
Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск, 1979. 280 с.
Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М., 1979. 155 с.
Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л., 1954. 337 с.
Hoster H.-R., Spring Ch. Zur Bestimmung von Zellartenanteilen im Holzgewebe // Mikroskopie. 1971. Bd 27. N 7—8. S. 220—225.

SUMMARY

Annual shoots of poplars in the zone of industrial pollution are characterized by lysis of the parenchyma cell walls and formation of large lysigenous intercellular spaces in the cortex. The bark of plants affected by phytotoxicants is distinct for the increased sclerification. Shoots of the depressed trees demonstrate the suppressed cambium activity and, as a result, an increase of share of the secondary vascular tissues and of their cell size in comparison with the control.

УДК 581.9(634.0.27)(470.316) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 5

© Л. И. Лисицына, А. А. Бобров

ФЛОРА ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ — ПАРКА ПОСЕЛКА БОРОК (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Посвящается известному ботанику, основателю лаборатории высшей водной растительности ИБВВ РАН Вадиму Анатольевичу Экзерцеву.

L. I. LISITSYNA, A. A. BOBROV. FLORA OF A NATURE MEMORIAL — THE BOROK PARK (YAROSLAVL REGION)

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 27.03.2001
Окончательный вариант получен 13.08.2002

Изложены результаты изучения флоры памятника природы — парка пос. Борок (Ярославская обл.). Дан ее краткий очерк. Приводится список выявленных сосудистых растений (465 видов из 91 семейства и 267 родов), в который включены аборигенные, заносные, культурные и дичающие виды. Отмечены новые и редкие для флоры области растения.
Ключевые слова: флора, парк, Борок, Ярославская область.

Памятник природы — парк пос. Борок (Ярославская обл., Некоузский р-н), образован в 1993 г.[1] Он расположен в бывшем имении известного ученого, революционера-народника Николая Александровича Морозова. Имение было заложено еще его

[1] Решение Малого совета Ярославского областного совета народных депутатов № 118 от 27.05.1993.

отцом в начале 50-х годов XIX в. Одновременно создавался и парк. После революции, в 1923 г., Постановлением Совнаркома имение Борок было передано в пользование Н. А. Морозову (Внучков, 1988). В настоящее время здесь находится Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН).

В 1932 г. Николай Александрович передал часть имения и хозяйственных построек Академии наук, где в 1938 г. была организована база АН СССР, которая в 1947 г. была превращена в биологическую станцию «Борок» имени Н. А. Морозова. Ее возглавил известный ботаник, член-корреспондент АН СССР А. П. Шенников. Ботанические исследования под руководством Шенникова велись в нескольких направлениях. Это изучение растительности района затопления и подтопления создаваемого Рыбинского водохранилища, вопросы залужения зоны подтопления, экспериментальные исследования биологии и экологии отдельных видов, а также взаимоотношений компонентов в фитоценозах. Для организации экспериментальных работ сотрудниками станции заложены 6 питомников площадью 2 га, в которые высажено до 500 видов древесных, кустарниковых и травянистых растений (кормовые, декоративные, лекарственные и др.), часть из которых натурализовалась и пополнила позднее флору парка. В 1951 г. в связи с реорганизацией станции ботанические работы с участием Шенникова были прекращены (Белавская, 1969). В 1956 г. биологическая станция «Борок» им. Н. А. Морозова реорганизована в Институт биологии водохранилищ АН СССР, а в 1962 г. — в Институт биологии внутренних вод АН СССР.

Историческая часть парка занимает небольшую площадь (около 8 га) и включает участок леса из ели (*Picea abies*,[2] *P.* ×*fennica*), сосны (*Pinus sylvestris*), березы (*Betula pendula*), липы (*Tilia cordata*), осины (*Populus tremula*), в подлеске рябина (*Sorbus aucuparia*), черемуха (*Padus avium*) и некоторые др. Отдельные березы и ели имеют возраст более 100 лет. При разбивке парка были проложены дорожки и тропинки, выкопан небольшой водоем. Кроме того, постоянно проводились уход за насаждениями и подсадка различных древесных и кустарниковых пород.

Несмотря на длительный период существования, для парка до сих пор нет опубликованного флористического списка. В течение 1997—2000 гг. нами проводилась инвентаризация флоры. Тщательно обследовали лесной массив парка, водоемы на его территории и зеленые насаждения поселка, который большей своей частью вписывается в зону парка. Кроме того, были учтены сборы наших предшественников: И. И. Андреевой, В. И. Артеменко, Т. Б. Посохиной, В. А. Экзерцева, хранящиеся в общем фонде Гербария ИБВВ РАН (IBIW). В результате работы было зарегистрировано 465 видов сосудистых растений из 91 семейства и 267 родов (см. список флоры), что составляет чуть более трети от числа видов флоры Ярославской обл. Соотношение основных систематических групп дано в таблице.

Наибольшим видовым разнообразием отличаются семейства *Rosaceae*, насчитывающее 47 видов, *Asteraceae* — 46, *Poaceae* — 34, *Fabaceae* — 20, *Scrophulariaceae* — 20, *Caryophyllaceae* — 18, *Salicaceae* — 17, *Ranunculaceae* — 14, *Cyperaceae* — 14 и *Boraginaceae* — 13 видов. Лидирующее положение сем. *Rosaceae* объясняется тем, что в него кроме аборигенных видов входит большое число декоративных деревьев и кустарников из родов *Malus* Hill, *Padus* Hill, *Rosa* L., *Sorbaria* (Ser. ex DC.) A. Br., *Sorbus* L., *Spiraea* L. и др., используемых в зеленом строительстве и придающих парку и поселку весной и летом неповторимый красочный вид. 42 семейства содержат небольшое число видов (2—12), а 39 — по одному виду.

Анализ флоры по жизненным формам показал абсолютное преобладание многолетних травянистых растений (286 видов, или 61.5 %). Деревьев и кустарников выявлено 99 видов (21.3 %), кустарничков и лиан — 6 видов (1.3 %), одно- и двулетников — 74 вида (15.9 %).

Среди травянистых многолетников следует отметить прежде всего раннецветущие неморальные виды *Corydalis solida*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus vernus*, *Myosotis sylvatica*, *Viola hirta*; бореальные — *Gagea minima*, *Oxalis acetosella*,

[2] Авторы видов и семейств растений приводятся ниже, в списке флоры.

Соотношение основных систематических групп

Отдел	Число		
	семейств	родов	видов
Equisetophyta	1	1	5
Lycopodiophyta	1	1	1
Polypodiophyta	6	6	7
Pinophyta	2	6	12
Magnoliophyta	81	253	440
В том числе			
Liliopsida	15	45	76
Magnoliopsida	66	208	364
Всего:	91	267	465

Trollius europaeus, *Viola nemoralis*, *V. rupestris*, *V. × ruprechtiana*, *V. selkirkii*. Во время массового цветения такие виды, как *Hepatica nobilis*, *Myosotis sylvatica*, *Oxalis acetosella* и *Trollius europaeus*, создают живописные ковры во многих местах парка. В лесном массиве парка найдены виды из сем. *Orchidaceae*: *Dactylorhiza maculata*, *Epipactis helleborine*, *Listera ovata*, *Platanthera bifolia*, из них лишь *E. helleborine* встречается по всему парку, находки остальных единичны. Из интересных красивоцветущих растений можно отметить виды рода *Campanula* L. (*C. bononiensis*, *C. glomerata*, *C. patula*, *C. persicifolia*, *C. rotundifolia*, *C. trachelium*).

Многие травянистые многолетники (*Arrhenatherum elatius*, *Beckmannia eruciformis*, *Digitalis grandiflora*, *Lupinus polyphyllus*), использовавшиеся в экспериментальных работах Шенникова и его сотрудников, впоследствии натурализовались и расселились по территории парка и поселка. К примеру, заросли *L. polyphyllus* встречаются повсеместно в парке, поселке и его окрестностях.

Выявлена небольшая группа «беглецов из культуры»: *Helianthus subcanescens*, *H. tuberosus*, *Hesperis matronalis*, *Saponaria officinalis*, *Vinca minor*, *Viola odarata* и др. Некоторые из них (виды *Helianthus*, *Saponaria officinalis*) довольно интенсивно расселяются в парке и поселке, активно внедряются в рудеральные фитоценозы и создают сильную конкуренцию аборигенным видам.

На территории парка был создан водоем, за которым закрепилось название «барский пруд». Поскольку он относится к эвтрофным заморным водоемам и периодически подвергался механической очистке, его флора бедна, а акватория слабо зарастает. Здесь отмечены *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Potamogeton friesii*, *P. perfoliatus*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*, *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus* и др.

В парке и зеленых насаждениях поселка представлено значительное число деревьев и кустарников. Наряду с аборигенными видами родов *Betula* L., *Pinus* L., *Populus* L., *Salix* Mirb. и др., выявлена большая группа растений, высаженных на территории парка и поселка для озеленения. Наиболее интересные из них: *Abies sibirica*, *Acer saccharinum*, *Juglans mandshurica*, *Larix leptolepis*, *Padus virginiana*, *Phellodendron amurense*, *Philadelphus coronarius*, *Pinus sibirica*, *Ribes alpinum*, *Rosa dumalis*, *Salix purpurea*, *S. fragilis* var. *bullata*, *Thuja occidentalis* и *Viburnum lantana*. Такие виды, как *Amelanchier spicata*, *Aronia mitschurinii*, *Berberis vulgaris*, *Cotoneaster lucidus*, *Elaeagnus commutata*, *Swida alba* и др., дичают и активно расселяются не только в пределах поселка, но и внедряются в окрестные естественные растительные сообщества.

Как отмечает А. М. Леонтьев (1959), посадочный материал многих деревьев и кустарников был привезен Шенниковым и другими сотрудниками станции из сада Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН). Позднее семена и саженцы

ряда растений Леонтьев использовал для создания дендрария в Дарвинском госзаповеднике (Вологодская обл.).

Наконец, группа одно- и двулетников, довольно многочисленная по составу, объединяет большей частью сорные растения, заселяющие участки после застройки, ремонта теплосетей, обочины дорог и другие нарушенные местообитания. Это такие виды, как *Berteroa incana*, *Conyza canadensis*, *Descurainia sophia*, *Erodium cicutarium*, *Persicaria scabra*, *Poa annua*, *Tripleurospermum inodorum* и некоторые др.

В составе изученной флоры присутствуют попавшие на территорию исследования, по всей вероятности с посевным материалом или с землей, заносные растения (*Astragalus cicer*, *Galinsoga ciliata*, *Juncus tenuis*, *Oenothera rubricaulis*, *Xantoxalis stricta* и некоторые др.), которые до наших исследований не отмечались в Ярославской обл. или были известны по единичным находкам (Определитель..., 1986, и др.). Они постепенно расселяются в парке и поселке.

В результате инвентаризации флоры среди аборигенных, заносных и дичающих растений удалось обнаружить 19 ранее не отмечавшихся для Ярославской обл. таксонов (*Achillea collina*, *Arctium × mixtum*, *Digitalis grandiflora*, *Euphrasia × murbeckii*, *E. × reuteri*, *Helianthus subcanescens*, *H. tuberosus*, *Polygonum arenastrum*, *Potentilla canescens*, *Ranunculus haasii*, *Salix × holosericea*, *Veronica filiformis*, *Viola odorata* и др.), а 27 видов растений указываются впервые для Некоузского р-на области (например, *Alchemilla lindbergiana*, *A. litwinowii*, *Botrychium multifidum*, *Geranium pusillum*, *Oenothera rubricaulis*, *Physalis ixocarpa*, *Plantago uliginosa*, *Ranunculus obtusulus*).

В приведенном ниже списке флоры семейства расположены по системе А. Энглера, роды и виды в пределах семейств даны в алфавитном порядке. Названия таксонов даны по работе Н. Н. Цвелёва (2000). После названия семейства в скобках указано число видов и родов. Условные обозначения, принятые в списке: «*» — растения, новые для Некоузского р-на; «**» — виды, новые для области; «#» — заносные растения; «§» — интродуцированные растения.

Equisetaceae (5, 1): *Equisetum arvense* L., *E. fluviatile* L., *E. hyemale* L., *E. palustre* L., *E. sylvaticum* L.

Lycopodiaceae (1, 1): *Lycopodium clavatum* L.

Botrychiaceae (1, 1): **Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr.

Hypolepidaceae (1, 1): *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.

Thelypteridaceae (1, 1): *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt.

Athyriaceae (1, 1): *Athyrium filix-femina* (L.) Roth.

Dryopteridaceae (2, 1): **Dryopteris assimilis* S. Walker (*D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. et Jermy s. l.), *D. filix-mas* (L.) Schott.

Onocleaceae (1, 1): *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.

Pinaceae (10, 4): § *Abies sibirica* Ledeb., § *Larix × czekanowskii* Szaf. (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. × *L. sibirica*), § *L. leptolepis* (Siebold et Zucc.) Gord., § *L. × lubarskii* Sukacz. (*L. gmelinii* × *L. kamtschatica* (Rupr.) Carr. × *L. olgensis* A. Henry), § *L. sibirica* Ledeb., *Picea abies* (L.) Karst., *P. × fennica* (Regel) Kom. (*P. abies* × *P. obovata* Ledeb.), § *P. pungens* Engelm., § *Pinus sibirica* Du Tour, *P. sylvestris* L.

Cupressaceae (2, 2): *Juniperus communis* L., § *Thuja occidentalis* L.

Typhaceae (1, 1): *Typha latifolia* L.

Sparganiaceae (2, 1): *Sparganium emersum* Rehm., *S. microcarpum* (Neum.) Raunk.

Potamogetonaceae (3, 1): *Potamogeton friesii* Rupr., *P. gramineus* L., *P. perfoliatus* L.

Alismataceae (1, 1): *Alisma plantago-aquatica* L.

Butomaceae (1, 1): *Butomus umbellatus* L.

Hydrocharitaceae (2, 2): *Elodea canadensis* Michx., *Hydrocharis morsus-ranae* L.

Poaceae (34, 22): *Agrostis × bjoerkmanii* Widén. (*A. gigantea × A. tenuis*), *A. gigantea* Roth., *A. stolonifera* L., *A. tenuis* Sibth., *Alopecurus aequalis* Sobol., *A. pratensis* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Apera spica-venti* (L.) Beauv., § *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl, § *Beckmannia eruciformis* (L.) Host, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *C. canescens* (Web.) Roth, *C. epigeios* (L.) Roth, *Dactylis glomerata* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca pratensis* Huds., *F. rubra* L., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Hierochloë odorata* (L.) Beauv., *Lolium perenne* L., *Melica nutans* L., *Nardus stricta* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Phleum pratense* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Poa angustifolia* L., *P. annua* L., *P. compressa* L., *P. nemoralis* L., *P. palustris* L., *P. pratensis* L., *Setaria viridis* (L.) Beauv.

Cyperaceae (14, 3): *Carex acuta* L., *C. aquatilis* Wahlenb., *C. cespitosa* L., *C. contigua* Hoppe, *C. leporina* L., *C. nigra* (L.) Reichard, *C. pallescens* L., *C. pseudocyperus* L., *C. rostrata* Stokes, *C. vaginata* Tausch., *C. vesicaria* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *E. palustris* (L.) Roem. et Schult., *Scirpus sylvaticus* L.

Lemnaceae (3, 2): *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.

Juncaceae (6, 2): *Juncus bufonius* L., *J. effusus* L., *J. filiformis* L., # *J. tenuis* Willd., *Luzula multiflora* (Retz.) Lej., *L. pilosa* (L.) Willd.

Liliaceae (1, 1): *Gagea minima* (L.) Ker-Gawl.

Asparagaceae (1, 1): # § *Asparagus officinalis* L.

Convallariaceae (2, 2): *Convallaria majalis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt.

Trilliaceae (1, 1): *Paris quadrifolia* L.

Orchidaceae (4, 4): *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Listera ovata* (L.) R. Br., *Platanthera bifolia* (L.) Rich.

Juglandaceae (1, 1): § *Juglans mandshurica* Maxim.

Salicaceae (17, 2): § *Populus alba* L. (обычный и пирамидальный (? cv. «Память Вавилова»)), § *P. amurensis* Kom., § *P. balsamifera* L., *P. tremula* L., *Salix alba* L., *S. aurita* L., *S. cinerea* L., *S. caprea* L., § *S. fragilis* L. (типичная и var. *bullata*), ***S. × holosericea* Willd. (*S. cinerea × S. viminalis*), *S. myrsinifolia* Salisb., *S. pentandra* L., *S. phylicifolia* L., § *S. purpurea* L., *S. starkeana* Willd., *S. triandra* L., *S. viminalis* L.

Betulaceae (4, 3): *Alnus incana* (L.) Moench, *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., *Corylus avellana* L.

Fagaceae (1, 1): *Quercus robur* L.

Cannabaceae (1, 1): *Humulus lupulus* L.

Urticaceae (1, 1): *Urtica dioica* L.

Polygonaceae (12, 4): *Bistorta major* S. F. Gray, *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *P. hydropiper* (L.) Spach, *P. minor* (Huds.) Opiz, *P. scabra* (Moench) Mold., ***Polygonum arenastrum* Boreau, *P. aviculare* L., *Rumex acetosa* L., *R. acetosella* L., *R. crispus* L., *R. maritimus* L., *R. obtusifolius* L.

Chenopodiaceae (3, 1): *Chenopodium album* L., *C. glaucum* L., *C. polyspermum* L.

Caryophyllaceae (18, 12): *Arenaria viscida* Hall. f. ex Lois. (*A. serpyllifolia* L. s. l.), *Cerastium arvense* L., *C. holosteoides* Fries, *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr., § *Dianthus barbatus* L., *D. superbus* L., *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Myosoton aquaticum* (L.) Moench, *Oberna behen* (L.) Ikonn., *Sagina nodosa* (L.) Fenzl, § *Saponaria officinalis* L., *Stellaria graminea* L., *S. holostea* L., *S. media* (L.) Vill., *S. nemorum* L., *S. palustris* Retz., *Steris viscaria* (L.) Rafin.

Ceratophyllaceae (1, 1): *Ceratophyllum demersum* L.

Ranunculaceae (14, 7): *Actaea spicata* L., § *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub, *A. ranunculoides* (L.) Holub, § *Delphinium elatum* L., *Hepatica nobilis* Mill., *Ranunculus acris* L., ***R. haasii* Soó (*R. auricomus* L. s. l.), **R. obtusulus* Markl. (*R. auricomus* s. l.), *R. polyanthemos* L., *R. repens* L., *R. sceleratus* L., *Thalictrum lucidum* L., *T. minus* L., *Trollius europaeus* L.

Paeoniaceae (1, 1): § *Paeonia suffruticosa* Andrews.

Berberidaceae (3, 2): § *Berberis thunbergii* DC., § *B. vulgaris* L. (обычная форма и форма с пурпурными листьями «*Atropurpurea*»), § *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt.

Papaveraceae (1, 1): *Chelidonium majus* L.

Fumariaceae (1, 1): *Corydalis solida* (L.) Clairv.

Brassicaceae (13, 12): # § *Armoracia rusticana* Gaertn., Mey. et Scherb., *Berteroa incana* (L.) DC., *Bunias orientalis* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Descurainia sophia* (L.) Webb. ex Prantl, *Draba hirsuta* Pers. (*D. nemorosa* L. s. l.), *Erysimum cheiranthoides* L., § *Hesperis matronalis* L., § *Lepidium sativum* L., *Rorippa palustris* (L.) Bess., *R. sylvestris* (L.) Bess., *Turritis glabra* L., *Velarum officinale* (L.) Reichenb.

Crassulaceae (2, 2): *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub, *Sedum acre* L.

Saxifragaceae (1, 1): *Chrysosplenium alternifolium* L.

Grossulariaceae (3, 2): § *Grossularia reclinata* (L.) Mill., § *Ribes alpinum* L. *R. nigrum* L.

Rosaceae (47, 20): *Alchemilla cymatophylla* Juz., *A. glaucescens* Wallr., *A. hirsuticaulis* Lindb. f., **A. lindbergiana* Juz., **A. litwinowii* Juz., *A. micans* Bus., *A. propinqua* Lindb. f. ex Juz., *A. sarmatica* Juz., § *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, § *Aronia mitschurinii* Skvorts. et Maitul., § *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. ex Spach, *Comarum palustre* L., § *Cotoneaster lucidus* Schlecht., § *Crataegus sanguinea* Pall., *Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch, *Fragaria moschata* (Duch.) Weston, *F. vesca* L., *Geum* × *intermedium* Ehrh., *G. rivale* L., *G. urbanum* L., § *Malus baccata* (L.) Borkh., § *M. domestica* Borkh., § *M. prunifolia* (Willd.) Borkh., *Padus avium* Mill., § *P. virginiana* (L.) Mill., § *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, § *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., *Potentilla anserina* L., *P. argentea* L., ***P. canescens* Bess., *P. erecta* (L.) Raeusch., *P. intermedia* L., *P. norvegica* L., § *Rosa dumalis* Bechst., § *R. glauca* Pourr., *R. majalis* Herrm., § *R. pimpinellifolia* L., § *R. rugosa* Thunb., *Rubus caesius* L., *R. idaeus* L., *R. saxatilis* L., § *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Sorbus aucuparia* L., § *S. hybrida* L., § *Spiraea chamaedrifolia* L., § *S. media* Schmidt, § *S. salicifolia* L.

Fabaceae (20, 12): *Amoria hybrida* (L.) C. Presl, *A. montana* (L.) Soják, *A. repens* (L.) C. Presl, # *Astragalus cicer* L.[a], *A. danicus* Retz., § *Caragana arborescens* Lam., § *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova, *Lathyrus pratensis* L., *L. sylvestris* L., *L. vernus* (L.) Bernh., *Lotus ambiguus* Bess. ex Spreng., § *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Medicago falcata* L., *M. lupulina* L., *Melilotus albus* Medik., § *Robinia pseudoacacia* L., *Trifolium medium* L., *T. pratense* L., *Vicia cracca* L., *V. sepium* L.

Geraniaceae (4, 2): *Erodium cicutarium* (L.) L'Her., *Geranium pratense* L., *#*G. pusillum* L.[a], *G. sylvaticum* L.

Oxalidaceae (2, 2): *Oxalis acetosella* L., # *Xanthoxalis stricta* (L.) Small.[a]

Rutaceae (1, 1): § *Phellodendron amurense* Rupr.

Polygalaceae (2, 1): *Polygala amarella* Crantz, *P. comosa* Schkuhr.

Euphorbiaceae (2, 1): *Euphorbia borodinii* Sambuk, *E. virgata* Waldst. et Kit.

Callitrichaceae (1, 1): *Callitriche palustris* L.

Celastraceae (1, 1): § *Euonymus europaeus* L.

Aceraceae (4, 1): § *Acer ginnala* Maxim., § *A. negundo* L. (кроме обычной формы, в парковых посадках отмечено несколько деревьев cv. *Auratum*), *A. platanoides* L. (типичная и краснолистная «*Crimson King*» формы), § *A. saccharinum* L. (cv. *Wieri* с сильнорассеченной листовой пластинкой).

Hippocastanaceae (1, 1): § *Aesculus hippocastanum* L.

Balsaminaceae (2, 1): *Impatiens glandulifera* Royle, *I. noli-tangere* L.

Rhamnaceae (1, 1): *Frangula alnus* Mill.

Vitaceae (1, 1): § *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch.

Tiliaceae (2, 1): § *Tilia cordata* Mill., *T. europaea* L.

Malvaceae (1, 1): § *Lavatera thuringiaca* L.

Hypericaceae (2, 1): *Hypericum maculatum* Crantz, *H. perforatum* L.

Violaceae (8, 1): *Viola arvensis* Murr., *V. hirta* L., *V. mirabilis* L., *V. nemoralis* Kütz. (*V. canina* L. s.l.), **§ *V. odorata* L., *V. rupestris* F. W. Schmidt, *V.* × *ruprechtiana* Borb. (*V. epipsila* Ledeb. × *V. palustris* L.), *V. selkirkii* Pursh ex Goldie.

Elaeagnaceae (1, 1): § *Elaeagnus commutata* Bernh. ex Rydb.

Hydrangeaceae (2, 1): § *Philadelphus coronarius* L., § *P.* × *lemoinei* Lemoine (*P. coronarius* × *P. microphyllus* A. Gray).

Lythraceae (1, 1): *Lythrum salicaria* L.

Onagraceae (7, 3): *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., # *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *E. hirsutum* L., *E. montanum* L., *E. palustre* L., *E. pseudorubescens* A. Skvorts., *#*Oenothera rubricaulis* Klebahn.

Araliaceae (1, 1): § *Aralia elata* (Miq.) Seem.

Apiaceae (11, 11): *Aegopodium podagraria* L., *Angelica sylvestris* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Carum carvi* L., *Cicuta virosa* L., *Heracleum sibiricum* L., *Libanotis sibirica* (L.) C. A. Mey., § *Myrrhis odorata* (L.) Scop, *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Pimpinella saxifraga* L., *Sium latifolium* L.

Cornaceae (1, 1): § *Swida alba* (L.) Opiz (дикая форма и форма с белоокаймленными листьями '*Argenteo-marginata*').

Pyrolaceae (4, 3): *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Orthilia secunda* (L.) House, *Pyrola minor* L., *P. rotundifolia* L.

Monotropaceae (1, 1): *Hypopitys monotropa* Crantz.

Primulaceae (4, 3): *Lysimachia nummularia* L., *L. vulgaris* L., *Primula veris* L., *Trientalis europaea* L.

Ericaceae (3, 2): § *Rhododendron luteum* Sweet, *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L.

Oleaceae (5, 3): § *Forsythia europaea* Degen et Bald., § *Fraxinus excelsior* L., § *F. pennsylvanica* Marshall, § *Syringa josikaea* Jacq. f. ex Reichenb., § *S. vulgaris* L.

Apocynaceae (1, 1): § *Vinca minor* L.

Convolvulaceae (2, 2): *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Convolvulus arvensis* L.

Boraginaceae (13, 8): *Borago officinalis* L., § *Brunnera macrophylla* (Bieb.) Johnst., *Cynoglossum officinale* L., *Echium vulgare* L., *Lycopsis arvensis* L., *Myosotis arvensis* (L.) Hill, *M. cespitosa* K. F. Schultz, *M. palustris* (L.) L., *M. sparsiflora* Mikan ex Pohl, *M. stricta* Link ex Roem. et Schult., *M. sylvatica* Ehrh. ex Hoffm.,# *Nonea rossica* Stev.[a], § *Symphytum asperum* Lepech.

Lamiaceae (12, 11): *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Ajuga reptans* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Galeopsis tetrahit* L., *Glechoma hederacea* L., *Lamium album* L., *L. purpureum* L., *Leonurus villosus* Desf. ex Spreng., *Lycopus europaeus* L., *Mentha arvensis* L., *Prunella vulgaris* L., *Scutellaria galericulata* L.

Solanaceae (3, 2): **§ *Physalis alkekengi* L., *§ *P. ixocarpa* Brot. ex Hornem., *Solanum dulcamara* L.

Scrophulariaceae (20, 8): **§ *Digitalis grandiflora* Mill., *Euphrasia brevipila* Burn. et Gremli, ***E.* ×*murbeckii* Wettst. (*E. brevipila* × *E. parviflora*), *E. parviflora* Schag. (var. *parviflora* и var. *glabrescens* (Wettst.) Tzvel.), ***E.* ×*reuteri* Wettst. (*E. parviflora* × *E. stricta*), *E. stricta* D. Wolff ex J. F. Lehm., *Linaria vulgaris* L., *Melampyrum nemorosum* L., *M. pratense* L., *Odontites vulgaris* Moench, *Scrophularia nodosa* L., *Verbascum thapsus* L., *Veronica arvensis* L., *V. chamaedris* L., **§ *V. filiformis* Smith, *V. longifolia* L., *V. officinalis* L., *V. serpyllifolia* L., *V. spicata* L., *V. verna* L.

Lentibulariaceae (1, 1): *Utricularia vulgaris* L.

Plantaginaceae (4, 1): *Plantago lanceolata* L., *P. major* L., *P. media* L., **P. uliginosa* F. W. Schmidt.

Rubiaceae (4, 1): *Galium album* Mill., *G. mollugo* L., *G. palustre* L., *G. triflorum* Michx.

Sambucaceae (1, 1): *Sambucus racemosa* L.

Viburnaceae (2, 1): § *Viburnum lantana* L., *V. opulus* L.

Caprifoliaceae (5, 3): *Linnaea borealis* L., § *Lonicera ruprechtiana* Regel, § *L. tatarica* L., *L. xylosteum* L., § *Symphoricarpos rivularis* Suksdorf.

Valerianaceae (1, 1): *Valeriana officinalis* L.

Dipsacaceae (1, 1): *Knautia arvensis* (L.) Coult.

Campanulaceae (6, 1): *Campanula bononiensis* L., *C. glomerata* L., *C. patula* L., *C. persicifolia* L., *C. rotundifolia* L., *C. trachelium* L.

Asteraceae (46, 27): ***Achillea collina* J. Becker ex Reichenb., *A. millefolium* L., *Arctium minus* (Hill) Bernh., ***A.* ×*mixtum* (Simonk.) Nym. (*A. minus* × *A. tomentosum*), *A. tomentosum* Mill., *Artemisia campestris* L., *A. vulgaris* L., § *Aster salignus* Willd., § *A. versicolor* Willd., § *Bellis perennis* L., *Bidens cernua* L., *B. tripartita* L., *Carduus crispus* L., *Centaurea jacea* L., *C. phrygia* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *C. heterophyllum* (L.) Hill, *C. setosum* (Willd.) Bess., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Erigeron acris* L., # *Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake[a], **§ *Helianthus subcanescens* (A. Gray) E. E. Wats., **§ *H. tuberosus* L., *Hieracium gothicum* Fries, *H. umbellatum* L., *Lapsana communis* L., *Leontodon autumnalis* L., *L. hispidus* L., *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt., *Leucanthemum vulgare* Lam., ***Pilosella colliniformis* (Peter) Dostál (*P. caespitosa* (Dumort.) P. D. Sell et C. West s. l.), *P. lactucella* (Wallr.) P. D. Sell et C. West, *P.* ×*leptothyrsoides* (Zahn.) Schljak. (*P.* ×*glomerata* (Froel.) Fries s. l.), ***P.* ×*macrostolona* (G. Schneid.) Soják (*P.* ×*flagellaris* (Willd.) Arv.-Touv. s. l.), *P. officinarum* F. Schultz et Sch. Bip., ***P.* ×*schultesii* (F. Schultz) F. Schultz et Sch. Bip., § *Rudbeckia laciniata* L., § *Solidago canadensis* L., *S. virgaurea* L., *Sonchus arvensis* L., *Tanacetum vulgare* L., ***Taraxacum fasciatum* Dahlst., ***T. kjellmanii* Dahlst. (оба вида из группы *T. officinale* Wigg. s. l. и, скорее всего, они не исчерпывают всего разнообразия одуванчиков флоры), *Tragopogon orientalis* L., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip., *Tussilago farfara* L.

В заключение отметим, что парк отличается достаточно высоким разнообразием флоры, в нем произрастает целый ряд интересных как диких, так и культурных растений, многие из них не встречаются нигде больше в Ярославской обл. (культурные, возможно, в специализированном Переславском дендросаде — Телегина, 1999), что является прямым следствием довольно большого возраста парка и активного, заинтересованного участия многих людей в его поддержании и приумножении. Все это свидетельствует об уникальности объекта и необходимости всестороннего содействия его содержанию, охране и развитию.

Гербарные сборы авторов, положенные в основу этого исследования, хранятся в Гербарии ИБВВ РАН (IBIW), где выделены в специальную коллекцию «Флора Борка». Дублеты материалов по флористическим находкам переданы в Гербарий БИН РАН (LE).

Благодарности

Авторы выражают признательность Е. В. Чемерис и Э. В. Гарину, оказавшим большую помощь при сборе материала для этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белавская А. П. Научная деятельность А. П. Шенникова на биологической станции «Борок» // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 6. С. 852—857.

Внучков Б. С. Узник Шлиссельбурга (О жизни и деятельности Н. А. Морозова). Ярославль, 1988. 159 с.

Леонтьев А. М. Список растений дендрария Дарвинского заповедника // Тр. Дарвинского гос. запов. 1959. Вып. 5. С. 113—130.

Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль, 1986. 182 с.

Телегина Л. И. Каталог древесных растений Переславского дендросада. Итоги интродукции древесных растений за период 1961—1996 гг. М., 1999. 191 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

SUMMARY

Results of a study of the flora of a nature memorial — the Borok park (Yaroslavl Region) are stated. It comprises 465 species of vascular plants from 91 families and 267 genera. A short outline of the flora is given. A check-list of the recorded vascular plants is presented. It includes indigenous, adventitious, cultivated and escaped species. Plants new and rare for the regional flora are reported.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.579.2

© Г. И. Родионенко

О ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ *IRIS PSEUDACORUS* s.l. (*IRIDACEAE*)

G. I. RODIONENKO. ON THE TAXONOMIC STRUCTURE OF *IRIS PSEUDACORUS* s. l. (*IRIDACEAE*)

Ботанический институт РАН, Ботанический сад
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 29.01.2002
Окончательный вариант получен 29.10.2002

Приведены сведения об особенностях строения и онтогенеза *Iris pseudacorus*. Выявлена ботанико-географическая закономерность, заключающаяся в усилении процессов формообразования этого вида при его внедрении в новые районы обитания. Описан новый вид — *Iris mzchetica*. Выдвинута гипотеза о месте происхождения *I. pseudacorus*, о причинах редукции внутренних долей околоцветника и высказано предположение об историческом возрасте вида.
Ключевые слова: *Iris pseudacorus*, *I. mzchetica*, гемерофил.

Iris pseudacorus L. является одним из самых примечательных видов подрода *Limniris* (Tausch) Spach emend Rodionenko, принадлежащем к серии *Laevigatae* (Diels) Lawrence. Он был описан C. Linnaeus (1753) из Европы. Повсеместно встречаясь в Европе, за исключением самых северных регионов, он по происхождению является, несомненно, европейским видом. С жизнью этой части света связаны и эволюционные изменения вида. Цветкам предковых форм *I. pseudacorus* было свойственно, как и всем другим видам рода *Iris*, шесть долей околоцветника. Однако многократные оледенения Европы в начале четвертичного периода приводили к тому, что *I. pseudacorus* приходилось выживать в экстремальных условиях, в которых действует закон экономии вещества. Результатом действия этого закона явилась редукция наименее важных для растения органов — внутренних долей околоцветника, выполняющих сигнальную функцию. Эту функцию приняли на себя наружные доли околоцветника. Их яркая, золотисто-желтая окраска и большие размеры сохранили привлекательность для насекомых-опылителей.

Немецкий ботаник F. Buxbaum (1934) описал диморфизм цветков этого вида, который впервые был отмечен Knuth (цит. по: A. Meyer, 1895). Он заключается в том, что у одних особей этого вида желобовидные лопасти столбика приподняты на 6—10 мм, у других — плотно примыкают к наружным долям околоцветника. Однако вывод о том, что первый тип цветка опыляется шмелями и медоносной пчелой, а второй — только мелкими насекомыми, как показали мои наблюдения, не совсем правилен. Цветки обоих типов опыляются и пчелами, и шмелями.

За последние 2—3 столетия в результате деятельности человека численность особей большинства видов рода *Iris* резко сократилась. Многие виды к настоящему времени находятся на грани полного исчезновения. Только *I. pseudacorus* не подвергся этой участи. Более того, он стал гемерофилом, т. е. видом, способным расширять свой ареал под влиянием антропогенных воздействий на естественную растительность. Этот европейский вид проник в Сибирь, в средиземноморские районы Северной Африки, в Канаду, США, Японию, Китай и даже в Южную Америку.

Причина гемерофильности *I. pseudacorus* состоит в том, что ему в процессе длительной приспособительной эволюции удалось обрести большую жизнестойкость. При изучении в иридарии Ботанического сада Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН биологических и структурных особенностей этого вида мы убедились в том, что, обсеменяясь, он начинает вести себя как сорное растение. Вид обладает высокой конкурентной способностью и адаптивностью к новым условиям. Эти свойства особенно ярко проявляются на участках с большой влажностью почвы. Сеянцы быстро врастают мощными корнями в почву и двух—трехмесячные растения трудно вырвать из земли. Пальцы соскальзывают с листового пучка из-за наличия во влагалищах обильной слизи, природа которой пока никем не исследована. В руках, как правило, оказывается только пучок листьев, а зачатки корневища и корни остаются в почве.

Кроме мощной, обильной мочковатой корневой системы, *I. pseudacorus* присущи и отлично функционирующие листья. Этому виду свойственны два периода роста — весенний и летний. Однажды, в начале августа, в особенно теплые и дождливые дни мне посчастливилось быть свидетелем необычайной интенсивности роста центральных листовых пластинок, когда суточный прирост составил 25—27 см.

К свойствам, повышающим жизненность этого вида, также следует отнести наличие ветвистых, многоцветковых соцветий, способных продуцировать огромное количество семян. Семена обладают высокой всхожестью и плавучестью (в нашем опыте они сохраняли плавучесть более 300 дней), способны разноситься потоками воды на большие расстояния. Можно предполагать, что кроме гидрохории свойственна и орнитохория, т. е. распространение его семян водоплавающими птицами. Последнее нуждается в экспериментальной проверке.

Современный ареал *I. pseudacorus* обширен. Исходным, как уже было сказано, является Европа. Вид вошел во флору Закавказья, Ирана, Турции, Сирии и некоторых регионов Северной Африки (Wendelbo, Mathew, 1975). Благодаря своей необычайной жизненности он сумел за последние столетия внедриться во флору Китая, Японии, российского Дальнего Востока, натурализовался в Северной Америке и даже в Южной. Вошедшая в зарубежную литературу информация о широком его распространении во флоре Сибири ошибочна. Он встречается в Западной Сибири в качестве заносного растения и известен ныне только в 2—3 районах этой территории (Доронькин, 1987).

Н. А. Базилевской (1964) высказывалось мнение о необычайной однородности этого вида. В течение 30 лет мною исследовались в иридарии образцы, собранные в разных точках его огромного ареала (из 40 географических пунктов). В результате я пришел к выводу, что в пределах Европы (т. е. первичного ареала *I. pseudacorus*) наблюдается достаточная однородность популяций. Хотя и среди них можно отметить разновидности с более интенсивным восковым налетом, так называемые сизолистные формы.

Необходимо остановиться на важной ботанико-географической закономерности. Она заключается в том, что формообразовательный процесс у этого вида резко усиливается при его внедрении в новые районы обитания. Примером может служить Закавказье.

В 1966 г. на правом берегу р. Куры в окр. г. Мцхета мною были собраны растения узколистной формы *I. pseudacorus*. При изучении их в ботаническом саду БИН РАН удалось выявить и другие существенные отличия растений этой популяции от растений типичной формы *I. pseudacorus*. Подчеркну, что многие отличительные признаки были обнаружены при изучении живых растений.

Растения этой популяции *I. pseudacorus*, проникшего на территорию Закавказья в весьма отдаленные от нас времена, под влиянием засушливых условий в значительной степени ксерофилизировались. В процессе длительной приспособительной эволюции настолько изменились их структура и биология, что это дало нам возможность выделить эту расу в самостоятельный вид — *Iris mzchetica* Rodionenko.

Iris mzchetica Rodionenko sp. nov. — Rhizoma 1.5—2 cm crassum. Folia angustata, ensata, 60—90 cm lg., 1—1.6 cm lt., costa media excurrente. Rami penduncolorum in numero 1—3. Flores pallide lutei; limbus perianthi loborum exteriorum leviter distinctus, lobi interni 12—16 mm lg., lamina rhomboidea apice anguste attenuata.

Typus: Georgia, in ripa fluvii Kura prope urb. Mzcheta, 3 VI 1966, G. Rodionenko (LE).

Affinitas. A specie affini *I. pseudacorus* L. foliis angustioribus (1—1.6 cm, non 2—2.8 cm lt.) tenuibus, cavitatibus aëriferis minoribus (fig. 1) ambito diversis differt.

Area geographica. Transcaucasia (Georgia austro-occidentalis et Azerbaidzhania austroorientali excepta).

Корневища 1.5—2 см толщ. Листья узкие, мечевидные, 60—90 см дл., 1—1.6 см шир., с четко выдающейся средней жилкой. Цветоносы с 1—3 ветвями. Цветки бледно-желтые, пятно на наружных долях околоцветника слабо выражено; внутренние доли околоцветника 12—16 мм дл., с ромбовидной пластинкой с оттянутой узкой верхушкой.

Тип: Грузия, среднее течение р. Куры в окр. г. Мцхета, 3 VI 1966, Г. И. Родионенко (LE).

Родство. От близкого вида *I. pseudacorus* L. отличается более узкими (1—1.6 см, а не 2—2.8 см шир.) тонкими листьями и иной формой (рис. 1) воздухоносных полостей в тканях листовой пластинки.

Географическое распространение. Закавказье (за исключением юго-западной Грузии и юго-восточного Азербайджана).

У *I. mzchetica* листья тонкие и узкие (не превышают 1—1.6 см), густо-травянисто-зеленые, влагалищная часть листа зеленая. Листья *I. pseudacorus* широкие, 2—2.8 см, у отдельных форм до 3.5—4 см, серо-зеленые из-за обильного воскового налета. Влагалищная часть листьев светлая, почти белая. На поперечном срезе листовых пластинок *I. mzchetica* и *I. pseudacorus* (рис. 1) четко заметны различия не только по размерам, но и форме воздухоносных полостей.

Пластинки наружных долей околоцветника у *I. mzchetica* в первый день жизни цветка занимают горизонтальное положение, в отличие от *I. pseudacorus*, у которого они поникают сразу после раскрытия цветка. Глазок, расположенный в верхней части пластинки наружных долей околоцветника в цветках *I. pseudacorus*, ярче и обычно четко обрамлен короткими штрихами из темных жилок. В цветках *I. mzchetica* глазок окрашен слабо, границы его почти незаметны, штрихи из темных жилок большей частью отсутствуют; внутренние доли околоцветника отличаются более коротким ноготком и формой пластинки.

В наших условиях *I. mzchetica* даже при выращивании из семян четко сохраняет свойственные ему видовые признаки. Его изящные листья и цветки бледно-желтого колера придают растениям весьма элегантный вид. *I. mzchetica* может найти свое место в гибридизационных программах селекционеров.

Описанному нами ирису присуща резко пониженная зимостойкость, поэтому на широте Петербурга растение нуждается в предзимних укрытиях. У этого южного вида в наших условиях наблюдается задержка начала весенней вегетации, недостаточно обильное цветение. В прохладное лето у *I. mzchetica* не происходит заложения цветочных почек.

Еще более низкой зимостойкостью отличаются популяции *I. pseudacorus*, встречающиеся в юго-восточных районах Азербайджана и описанные мною (Родионенко, 1977) как *I. pseudacorus* L. var. *caspica* Rodionenko. Растения, привезенные в виде корневищ из этих районов, в Ботаническом саду С.-Петербурга редко цвели и быстро выпадали. В естественных условиях произрастания (например, в Ленкоранском р-не Азербайджана) они развиваются необычайно мощно: листья нередко достигают 2 м дл. и 3.5—4.0 см шир.

К сожалению, мне были недоступны для исследования популяции *Iris pseudacorus* из Ирана, Турции и Сирии. При тщательном изучении живого, а не гербарного материала, генетическая разнородность может быть выявлена и в этих районах.

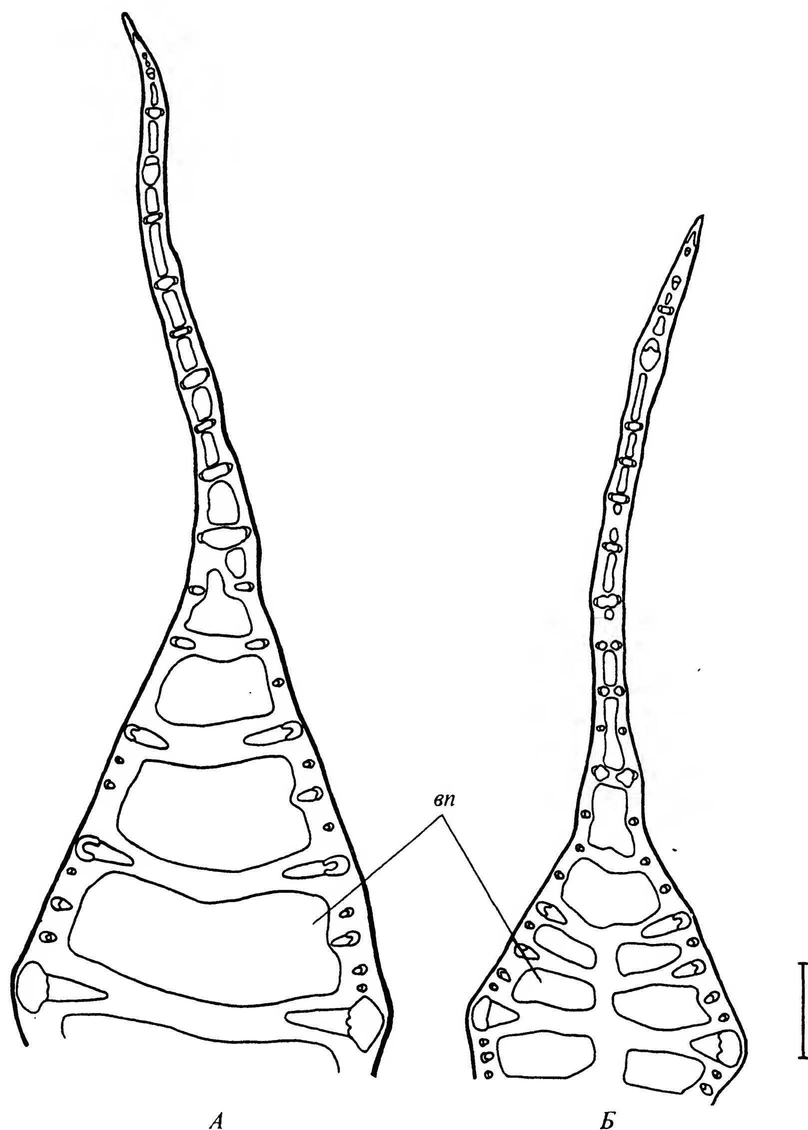


Рис. 1. Поперечный разрез пластинки листа.

А — *Iris pseudacorus*; *Б* — *I. mzchetica*. *вп* — воздухоносная полость. Масштабная линейка — 1 мм.

О дальневосточных популяциях *I. pseudacorus* можно сказать следующее. Он произрастает в южной части о-ва Сахалин, на островах Курильской гряды (Кунашир и Зеленый) и в нижнем течении р. Уссури (Павлова, 1987). В нашей коллекции прошли многолетние испытания растения, собранные на о-ве Сахалин А. М. Черняевой и Н. Б. Алексеевой. Сравнивая их с типичными растениями *I. pseudacorus*, я пришел к выводу, что морфологически растения с о-ва Сахалин не отличаются от растений, собранных, например, в окр. С.-Петербурга. Однако при изучении их онтогенеза был подмечен существенный отличительный признак. Растения сахалинской популяции развивались, как правило, более интенсивно, главное отличие было зафиксировано в фазе созревания семенных коробочек. Раскрытие коробочек сахалинских растений носит взрывной характер, тогда как у типичного *I. pseudacorus*

Рис. 2. Особенности раскрытия семенных коробочек.
Iris pseudacorus с о-ва Сахалин (слева), *I. pseudacorus* из окр. С.-Петербурга (справа).

этот процесс происходит вяло, в замедленном темпе, завершаясь лишь небольшим расхождением створок верхней части коробочек (рис. 2).

Столь существенный отличительный признак позволит, возможно, при дальнейшем изучении выделить сахалинскую популяцию в ранг разновидности *I. pseudacorus* var. *sachalinensis*. Что касается ее происхождения, то у меня, как монографа рода *Iris*, нет сомнений в том, что она произошла от занесенных на Дальний Восток в достаточно далекие от нас времена растений *I. pseudacorus*, и за длительный период адаптации возник отмеченный выше отличительный признак.

Второй вид водолюбивого ириса с желтыми цветками встречается только в северо-восточных районах Китая. Он характеризуется низкорослостью и мелкоцветковостью. Китайский ботаник Zhao Yu-tang принял его за *I. maackii* Maxim. (Waddick, Zhao Yu-tang, 1992). Отличительной особенностью этих растений является гладкий лист (отсутствие выпуклой центральной жилки) и наличие слабо редуцированных внутренних долей околоцветника. Законность использования биноминала *I. maackii* применительно к найденному виду остается сомнительной. Причина в том, что этот биноминал был дан в 1880 г. К. И. Максимовичем одному из растений, собранных R. K. Maack в среднем течении р. Уссури. Растение, зафиксированное на гербарном листе, лишено цветков, имеет лист, стебель и семенные коробочки. Обстоятельно изучив этот гербарный образец, О. А. Федченко (Fedtschenko, 1906) пришла к твердому убеждению, что это растение — *Iris laevigata* Fisch.

Загадка ириса, найденного Zhao Yu-tang, состоит в том, что он, обладая рядом признаков *I. pseudacorus* (характером ветвления цветоноса, особенностью строения цветка и его желтым колером), резко отличается от него не только своими размерами, но и наличием достаточно развитых внутренних долей околоцветника и отсутствием центральной жилки листа. Чем на самом деле является этот загадочный вид китайской флоры и каково его место в серии *Laevigatae*, могут показать только обстоятельные исследования живых растений в процессе их онтогенеза. В этом мое мнение совпадает с мнением B. Mathew (1990). Предстоит решить сложный вопрос — является ли этот ирис заносным растением или одной из предковых форм *I. pseudacorus*.

Широко распространенная в садах форма *I. bastardi* hort. должна именоваться (по правилам МКБН) *I. pseudacorus* L. var. *bastardi* Dykes.

Следует отметить, что в одном из вторичных ареалов *I. pseudacorus*, в Северной Америке, возникла гигантская разновидность *I. pseudacorus* L. var. *gigantea* hort.

Заканчивая рассмотрение внутривидовой систематики *I. pseudacorus*, нельзя оставить без внимания вопрос о возрасте вида. Рассматриваемый вид *I. pseudacorus* L. по всем своим признакам является хорошо установившимся, достаточно древним по сравнению с бородатыми ирисами видом. Об его относительной древности говорят и особенности строения пыльцевых зерен и проростков, многоцветковость и ветвистость стебля, а также древний тип заложения придаточных корней, сохраняющийся даже в фазе полной зрелости растения (Родионенко, 1961). Трудность его межвидовой гибридизации (с другими видами series *Laevigatae*) даже в искусственных условиях также подтверждает его устоявшуюся генетическую обособленность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Базилевская Н. А. Теория и методы интродукции растений. М., 1964. 131 с.

Доронькин В. М. Семейство *Iridaceae* // Флора Сибири. Сем. *Araceae* — *Orchidaceae*. Новосибирск. 1987. С. 113—125.

Павлова Н. С. Семейство касатиковых // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. С. 414—425.

Родионенко Г. И. Род Ирис. М.; Л., 1961. 215 с.

Родионенко Г. И. *Iris* L. // Декоративные травянистые растения для открытого грунта. Л., 1977. Т. 1. С. 225—273.

Buxbaum F. Familie *Iridaceae* // Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1934. Bd 1. Abt. 3. S. 820—1138.

Fedtschenko O. Irideen-Studien // Allg. Bot. Z. Syst. 1906. N 6. S. 89—90.

Linnaeus S. Specium plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.

Mathew B. The Iris. Portland, Oregon, 1990. 215 p.

Meyer A. Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena, 1895. 318 S.

Waddick J. W., Zhao Yu-tang. *Iris* of China. Portland, Oregon, 1992. 192 p.

Wendelbo P., Mathew B. *Iridaceae* // K. H. Reichinger (ed.). Flora Iranica. Graz, 1975. Lfg. 112. 79 p.

SUMMARY

The morphological structure of *Iris pseudacorus* within its native distribution range was analyzed for the first time. The opinion of N. A. Bazilevskaya about an extraordinary uniformity of the species was confuted. A new race was established at the specific rank — *I. mzchetica* Rodion. The worldwide information on the species was abstracted with demonstration of its extraordinary hemerophilous capacities on expansion of new habitats. A hypothesis was advanced concerning causes of reduction of the standards.

УДК 582.999

© Н. Н. Имханицкая

КОНСПЕКТ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *EPHEDRA* (*EPHEDRACEAE*). I. СЕКЦИЯ *EPHEDRA*

N. N. IMKHANITSKAYA. SYNOPSIS OF THE CAUCASIAN *EPHEDRA* SPECIES (*EPHEDRACEAE*). I. SECTION *EPHEDRA*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 07.10.2002

Приведен конспект кавказских видов рода *Ephedra* (секц. *Ephedra*) с указанием синонимов, типов и географического распространения. Присутствие *E. intermedia* на Кавказе нуждается в подтверждении. Лектотипифицированы названия *E. wedenskyi* Pachom., *E. aurantiaca* Takht. et Pachom. и *E. intermedia* Schrenk et C. A. Mey. Уточнен подвид *E. distachya* subsp. *monostachya*.
Ключевые слова: *Ephedraceae*, *Ephedra*, секц. *Ephedra*, конспект видов, Кавказ.

Род *Ephedra* L., составляющий сем. *Ephedraceae* Dumort., насчитывает 40 (Wielgorskaya, 1995) или, по другим данным, 35—45 (Kubitzki, 1990) видов ксерофильных и полуксерофильных растений пустынь, полупустынь, степей и редколесий, песчаных и скалистых местообитаний, распространенных в аридных областях Евразии, на западе Северной Америки и в Южной Америке (в Андах — от Эквадора до Патагонии и на низменности в Аргентине). Из них всего 5(6?) видов встречается на Кавказе. Они принадлежат к 2 секциям — *Ephedra* и *Monospermae* Pachom., согласно системе рода, предложенной И. Ф. Мусаевым (1978) (см. также: Stapf, 1889; Сосков, 1968; Пахомова, 1969).

В настоящей работе представлена первая часть конспекта видов *Ephedra* флоры Кавказа, включающая таксоны секц. *Ephedra* (подсекц. *Ephedra*). Указания на распространение и типы даны по материалам Гербария Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (С.-Петербург, LE), а также литературным источникам. Для каждого вида приведены наиболее важные синонимы, тип и ареал, при этом распространение на территории Кавказа дается в соответствии с районированием, разработанным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

Помимо терминологии, принятой в издании «Жизнь растений» (Тахтаджян, 1978), нами использован термин «констробил» (собрание стробилов) (см. «Краткий словарь ботанических терминов», 1993 : 63) и производные от него — «мегаконстробил» и «микроконстробил».

Phylum *Gnetophyta*

Classis *Ephedropsida*

Ordo *Ephedrales*

Fam. *Ephedraceae* Dumort.

1. *Ephedra* L.

1753, Sp. Pl.: 1040; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 462.

Lectotypus (M. L. Green, 1929, Prop. Brit. Bot.: 192 (non vidi)) : *E. distachya* L.

Sect. 1. *Ephedra*. — *Ephedra* sect. *Pseudobaccatae* Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw., Wien), 56, 2 (Art. Gatt. *Ephedra*) : 35, p. p.

Typus: *E. distachya* L.

Subsect. 1. *Ephedra* : Мусаев, 1978, Бот. журн. 63, 4 : 526, рис. 2 (карта). — Sect. *Ephedra* subsect. *Scabrae* Sosk. 1968, Бот. журн. 53, 1 : 86.

Typus: *E. distachya* L.

1. *E. distachya* L. 1753, Sp. Pl.: 1040; Stapf, 1889, l. c.: 66, tab. 2, fig. 17, *1—5*, p. p., excl. specim. nonnul. et syn. *E. botryoides, E. dubia, E. podostylax* et *E. stenosperma*; Радде, 1901, Колл. Кавк. музея, 2 : 178, p. max. p., excl. coll. «Migri R[adde]»; Фомин, 1928, Голонас. Кавк. Криму : 50 (Тр. Фіз.-мат. відд. Всеукр. Акад. наук, 11, 1 : 52), p. p., excl. syn. *E. botryoides* et f. *caspia* (p. p.); Бобр. 1934, Фл. СССР, 1 : 201, p. p., excl. syn. *E. botryoides, E. dubia* et *E. stenosperma* et pl. e «Дж.-Тарб.»; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 70, карта 65, p. p.; он же, 1949, Опр. раст. Кавк.: 40, p. p., excl. reg. Nachitch.; Кадыров, 1950, Фл. Азерб. 1 : 78, табл. 16, *1*, p. p.; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1 : 100, p. p., excl. pl. e Megri; Сахок. 1959, Дендрофл. Кавк. 1 : 309, карта 124, p. p.; Freitag a. Maier-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees a. shrubs in South-West Asia, 10 : 8, map 3, p. p., excl. syn. *E. aurantiaca, E. wedenskyi* et *E. pseudodistachya*; P. A. Schmidt, 2002, Deutsch. Dendr. Ges. 87 : 69. — *E. monostachya* L. 1753, Sp. Pl.: 1040, s. str., quoad lectotypum, excl. syn. «*Ephedra monospermos*. Amm. ruth. 255» et «Gmel. Sib. 1. p. 171, t. 38. fig. 1». — *E. vulgaris* Rich. 1826, Comm. bot. *Conif.* et *Cycad.*: 26, tab. 4, fig. 1; C. A. Mey. 1846, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 6, Sci. Math. pt 2, Sci. Nat. 5(7), 3 : 270 (Vers. Monogr. Gatt. *Ephedra* : 80), p. p., excl. syn. et specim. nonnul.; Медв. 1905, Дер. и куст. Кавк., изд. 2, 1 : 49, cum tab. et добавл. к с. 50, p. p.; Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1 : 30, p. p. — *E. vulgaris* β. *media* C. A. Mey. 1846, l. c.: 273(83), p. p. — *E. vulgaris* γ. *submonostachya* C. A. Mey. 1846, l. c.: 274(84), p. p.; Ledeb. 1850, Fl. Ross. 3, 2 : 663, p. p., excl. pl. ex Iberia et e territ. Elisabethopol. — *E. distachya* var. *media* (C. A. Mey.) Stapf, 1889, l. c.: 35, sine indic. basion. — *E. distachya* subvar. *linnaei* Stapf, 1889, l. c.: 67. — *E. distachya* subvar. *monostachya* (L.) Stapf, 1889, l. c.: 67, s. str., quoad lectotypum, sine indic. basion. — *E. distachya* f. *circinnata* Stapf, 1889, l. c.: 72. — *E. distachya* f. *caspia* Fomin, 1928, цит. соч.: 52(54), p. p., quoad specim. Kar. ex ins. Swiatoi; Гроссг. 1939, цит. соч., 1 : 71 (ut «var. *caspia* Fomin»), p. p.; Кадыров, 1950, цит. соч., 1 : 78 (ut «var. *caspia* Fomin»), p. p.; Сахок. 1959, цит. соч., 1 : 309 (ut «var. *caspia* Fomin»), p. p. — *E. distachya* subsp. *distachya* auct. fl. europ.: Markgraf, 1964, in Fl. Europ. 1 : 40; Jalas a. Suominen, 1973, Atlas Fl. Europ. 2, *Gymnospermae* : 39, map 198; Freitag a. Maier-Stolte, 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1 : 49. — *E. distachya* subsp. *distachya*: Riedl, 1967, Sci. Pharm. 35, 3 : 227. — *E. distachya* subsp. *monostachya* (L.) Riedl, 1967, l. c.: 228, p. p. — *E. monostachya* auct. fl. cauc. non L.: Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 427, excl. var. β; id. 1819, l. c., 3 : 635; C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 40, N 299, p. p., excl. loc. «prope acidulam Nartzanà»; Hohen. 1838, Enum. pl. Talysch : 27, p. p.; Kar. 1839, Enum. pl. Turcom. et Persiae bor.: 32, N 833, p. p., quoad pl. ex ins. Swiatoi. — *E. procera* auct. fl. cauc. non Fisch. et C. A. Mey.: Медв. 1905, цит. соч., изд. 2, 1 : 49, p. p., quoad pl. e Novorossijsk; Флер. и В. А. Флер. 1926, Тр. Сев.-Кавк. ассоц. научно-исслед. ин-тов, 8 : 12, p. p., quoad pl. e Novorossijsk.

Описан по материалам из южной Франции и Испании («in G[alliae] Narbonensis, Hispaniae saxosis collibus marinis»). Typus: Herb. Linn. 1200/1 (LINN, photo — LE!) (Coode a. Cullen, 1965 : 85).

ЗП; ВП; ЗК: Уруп. Теб.; ЦК: В. Кум. (Кавказские Минеральные Воды, Пятигорск — сб. В. И. Липского, 1889, 1891 гг.); ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Н. Кур.; Т.

Указан (sub *E. distachya*) для ЗК: Адаг.-Пшиш. (Сахокиа, 1959 : 309, карта 124), Бело-Лаб. (Сахокиа, 1959 : 309, карта 124; Галушко, 1978 : 41; Freitag a. Maier-Stolte, 1994 : map 3); ЦК: Малк. (Галушко, 1978 : 41), В. Тер. (Галушко, 1978 : 41); СЗЗ: Пшад.-Джубг. (Гроссгейм, 1939 : 70, карта 65; Сахокиа, 1959 : 309, карта 124; Связева, 1977 : 40, карта 18А, Аа; Зернов, 2000 : 14; Freitag a. Maier-Stolte, 1994 : map 3); ВЗ: Караб. (Сахокиа, 1959 : 309, карта 124).

Атл., Южн., Юго-Вост. (вкл. Крым) и Вост. (на север до 55° с. ш.) Европа; Средиз.; Сев. (Западная Сибирь, на восток до Алтая), Юго-Зап. (Турция, зап. Сирия, сев. Иран) и Ср. (сев. Казахстан; зап. Туркмения — Красноводский п-ов) Азия.

Примечание 1. Указан для всего Кавказа (Липский, 1899 : 497). Указания для ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (sub *E. vulgaris* γ. *submonostachya*, Ledebour, 1850 : 663; sub

E. vulgaris, Медведев, 1905 : 50; Гроссгейм, 1928 : 30 (включая также указание «Гр.: Кут.», в действительности относящееся к ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; см. *E. procera*); sub *E. distachya*, Boissier, 1884 : 713; Stapf, 1889 : 69; Freitag a. Maier-Stolte, 1994 : map 3) (но не приводится для ЦЗ Гроссгеймом, 1939 : 70, карта 65; им же, 1949 : 40; Сахокиа, 1959 : 309, карта 124; Лачашвили, 1971 : 146, карта 3; Связевой, 1977 : 40, карта 18A, Aa), ВЗ: Мург.-Муровд. (sub *E. vulgaris* γ. *submonostachya*, Ledebour, 1850 : 663; sub *E. vulgaris*, Медведев, 1905 : 49; он же, 1919 : 365; Гроссгейм, 1928 : 30; sub *E. distachya*, Радде, 1901 : 178; Гроссгейм, 1939 : 70, карта 65; Связева, 1977 : 40, карта 18A, Aa; Freitag a. Maier-Stolte, 1994 : map 3), ЮЗЗ: Месх. (sub *E. vulgaris*, Медведев, 1905 : 50; sub *E. distachya*, Freitag a. Maier-Stolte, 1994 : map 3) (но не приводится для ЮЗЗ Гроссгеймом, 1939 : 70, карта 65; им же, 1949 : 40) и ЮЗ: «Армения» (sub *E. vulgaris*, Медведев, 1919 : 365); Ерев. (sub *E. vulgaris*, Гроссгейм, 1928 : 30) (но не приводится для ЮЗ Гроссгеймом, 1939 : 70, карта 65; Тахтаджяном, 1954, 1972); Ю. Караб. (sub *E. vulgaris*, Медведев, 1905 : 50; sub *E. distachya*, Радде, 1901 : 178; Гроссгейм, 1939 : 70, карта 65; он же, 1949 : 40; Сахокиа, 1959 : 309, карта 124; Freitag a. Maier-Stolte, 1994 : map 3) относятся к *E. procera* Fisch. et C. A. Mey. Эти указания, основанные, главным образом, на изученных нами в LE старых, ошибочно определенных гербарных сборах (И. А. Гильденштедт, В. Ф. Бротерус, Х. Вильгельмс, Р. Ф. Гогенаккер, Г. И. Радде и др.), не были подтверждены новыми гербарными материалами из этих районов.

Указания на присутствие *E. distachya* в ЮЗ: Нах. (sub *E. vulgaris*, Медведев, 1905 : 50; Гроссгейм, 1928 : 30; sub *E. distachya*, Boissier, 1884 : 713; Stapf, 1889 : 69; Гроссгейм, 1939 : 70, карта 65; он же, 1949 : 40; Кадыров, 1950 : 78, табл. 16, рис. 1; Сахокиа, 1959 : 309, карта 124; Связева, 1977 : 40, карта 18A, Aa; Freitag a. Maier-Stolte, 1994 : map 3) и Мегр.-Зан. (sub *E. vulgaris*, Медведев, 1905 : 50; sub *E. distachya*, Радде, 1901 : 178; Гроссгейм, 1939 : 70, карта 65; Тахтаджян, 1954 : 100; Связева, 1977 : 40, карта 18A, Aa; Freitag a. Maier-Stolte, 1994 : map 3), также основаны на неточно определенных ботаниками гербарных экземплярах, которые в действительности принадлежат к близкому *E. distachya* виду *E. aurantiaca* Takht. et Pachom. (см. далее); последний, вероятно, замещает *E. distachya* в указанных выше районах, что, однако, нуждается в подтверждении новыми гербарными сборами эфедры в Южном Закавказье.

Гербарные экземпляры из ВЗ: Ширв., отнесенные А. В. Фоминым (1928) к *E. distachya* subvar. *tristachya* Stapf и к *E. distachya* f. *caspia* Fomin, кроме сбора Г. С. Карелина на о-ве Святой (= о-в Артема), принадлежат к *E. vvedenskyi* Pachom. (см. далее); они приведены А. А. Гроссгеймом (1939), Г. М. Кадыровым (1950) и М. Ф. Сахокиа (1959) для флоры Кавказа соответственно как «var. *tristachya* Stapf» и «var. *caspia* Fomin».

Ареал *E. distachya* на Кавказе, по уточненным нами в результате критической ревизии гербарных материалов эфедры, хранящихся в LE, данным с учетом и критической оценкой имеющихся в литературе сведений (см. выше), охватывает все районы ЗП, ВП, ЗК (кроме В. Куб.), ЦК, ВК, СЗЗ, ВЗ (кроме Алаз.-Агрич. и Мург.-Муровд.) и Т; вид отсутствует в ЗЗ, ЦЗ, ЮЗЗ и ЮЗ. Указания для этих районов, а также для ВЗ: Мург.-Муровд. основаны на ошибочно определенных ботаниками как *E. distachya* (а также *E. vulgaris* и *E. monostachya*) гербарных экземплярах, в действительности принадлежащих к *E. procera* Fisch. et C. A. Mey. (ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Ю. Караб.) или *E. aurantiaca* Takht. et Pachom. (ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан.); последние (а также *E. vvedenskyi* Pachom.) не признаны H. Freitag a. M. Maier-Stolte (1994 : 8, 12) и отнесены ими в синонимы соответственно *E. major* Host и *E. distachya* L.

E. distachya, а также очень близкие к нему виды *E. aurantiaca* и *E. vvedenskyi* (см. далее), которые, по-видимому, было бы правильнее рассматривать в ранге подвидов *E. distachya*, поскольку их отличия от последнего незначительны, нуждаются в дальнейшем изучении на Кавказе и в новых гербарных сборах по всему ареалу.

П р и м е ч а н и е 2. К. Линней (Linnaeus, 1753 : 1040) в «Species plantarum» описал 2 вида рода *Ephedra* — океанический западноевропейский *E. distachya* L. (описан из южн. Франции и Испании. «Habitat in G(alliae)Narbonensis, Hispaniae saxosis collibus marinis») с парными собраниями стробилов («*Ephedra* pedunculis oppositis: amentis geminis») и континентальный сибирский *E. monostachya* L. (описан из Зап. Сибири. «Habitat in Sibiriae montibus apricis, sterilissimis») с одиночными собраниями стробилов («*Ephedra* pedunculis pluribus: amentis solitariis»; «*Ephedra* minima, flagellis brevioribus et tenuioribus». Amm. ruth. 254. t. 26»), указав позднее (Linnaeus, 1767 : 661) на очень близкое родство последнего с *E. distachya*.

Однако *E. monostachya* в понимании Линнея включает 2 вида, судя по приведенному им в протологе синониму: «*Ephedra* («*Ephedera*») *monospermos*. Amm. ruth. 255» [J. Amman, 1739, Stirpium rariorum in imperio Rutheno... icones et descriptiones : p. 178, n° 255. *Ephedra monospermos* Gmel.»; J. G. Gmelin, 1747, Flora sibirica, 1 : 172, tab. 38, fig. 2; «crescit... ad Lenam usque» (Gmelin, 1747)]; последний был отнесен C. L. Willdenow (1806 : 859) к «*E. monostachya* β.», а C. A. Meyer (1846 : 279(89), fig. XI) принят за тип описанного им из Восточной Сибири с р. Лены вида — *E. monosperma* C. A. Mey. («Hab. ad Lenam amnem! (Gmel.)»).

Согласно Линнею, а также Willdenow (1806), уточнившему описания указанных выше линнеевских видов *Ephedra, E. monostachya*, в отличие от *E. distachya*, — низкорослое растение с более короткими и более тонкими побегами и одиночными собраниями стробилов на длинных ножках; у *E. distachya* их 2—3 на общей короткой ножке. Однако в действительности, как показывает изучение гербарных образцов, у *E. distachya* собрания микростробилов расположены по 2—3 на общей ножке или они одиночные в пазухах листьев на одном и том же растении, или же только одиночные.

Следуя Линнею, ботаники XIX в. относили восточноевропейские и кавказские растения эфедры, как правило, к *E. monostachya* (Bieberstein, 1808, 1819; Meyer, 1831; Hohenacker, 1838; Karelin, 1839, и др.), а средиземноморские, западноевропейские — к *E. distachya*. Meyer (1846), C. F. Ledebour (1850), Ph. Parlatore (1868), а также И. Ф. Шмальгаузен (1897), Я. С. Медведев (1905, 1919) и некоторые другие авторы приняли для вида название *E. vulgaris* (= *E. distachya*), данное L. C. M. Richard (1826).

Отечественные ботаники в систематических обзорах и обработках сем. *Ephedraceae* во «Флорах» и «Определителях» (Фомин, 1928; Бобров, 1934; Гроссгейм, 1939, 1949; Кадыров, 1950; Тахтаджян, 1954; Сахокиа, 1959; Лачашвили, 1971; Галушко, 1978, и др.), а также в различных флористических сводках, как правило, вплоть до последнего времени (Черепанов, 1995) называют кавказскую эфедру *E. distachya* L., при этом обычно указывая в качестве синонима *E. monostachya* L. или более точно *E. monostachya* L., p. p.

В понимании авторов обработок сем. *Ephedraceae* во «Flora Europaea» (Markgraf, 1964; Freitag a. Maier-Stolte, 1993; см. также Markgraf u. Zoller, 1981) *E. distachya* — полиморфный вид с 2 подвидами. Subsp. *distachya* распространен почти по всему ареалу вида, кроме Юго-Западных Альп, где этот вид представлен эндемичным для Европы subsp. *helvetica* (C. A. Mey.) Aschers. et Graebn. (= *E. helvetica* C. A. Mey.) с удлиненной скрученной микропилярной трубкой (см. также Jalas a. Suominen, 1973 : 39, map 197).

H. Riedl (1967) в отличие от указанных выше авторов считает *E. helvetica* и *E. distachya* самостоятельными видами; однако последний, в его понимании, — полиморфный вид с 2 подвидами — океанической расой subsp. *distachya* (Зап. и Центр. Средиземноморская обл.) и континентальной расой subsp. *monostachya* (L.) Riedl (= *E. monostachya* L.), широко распространенной от Венгрии («um Budapest») на восток через Сибирь до Японского моря, а также в Турции (Riedl, 1980 : 294; Heller a. Heyn, 1994 : 17). Согласно Riedl (1967), у *E. distachya* subsp. *distachya* веточки толстые и жесткие, сосочковидно-бугорчатые, сильно шероховатые; прямая микропилярная трубка с коротким, на верхушке постепенно суженным язычковидным отгибом; семена 5.5—7 мм дл. У *E. distachya* subsp. *monostachya*, к которому, по-ви-

димому, принадлежит кавказская эфедра, в отличие от subsp. *distachya*, побеги более тонкие, мелкобородавчатые, тонкошероховатые до почти гладких; прямая микропилярная трубка с удлиненным, на верхушке постепенно суженным или близ верхушки слабо расширенным и коленчато-изогнутым язычковидным отгибом; семена более мелкие (около 5 мм дл.).

Поскольку базионим *E. monostachya* L. (1753), на котором Riedl был основан подвид (см. выше), не был им лектотипифицирован и понимается, как и Линнеем (Linnaeus, 1753 : 1040), широко, т. е. включая 2 вида, — *E. monostachya* s. str. (= *E. distachya* L.; не встречается в Сибири восточнее Алтая) и *E. monosperma* C. A. Mey. (Зап. и Вост. Сибирь, юг Уссурийского края, Монголия, Китай; см. Коропачинский, 1989 : 25, табл. III, рис. 10B), что подтверждается также приведенным Riedl обширным ареалом подвида, *E. distachya* L. subsp. *monostachya* (L.) Riedl (1967) нуждается в исправлении.

Правильным названием в ранге подвида для кавказской эфедры, широко известной в литературе по «Флоре Кавказа» под названиями *E. distachya* L., а в более старых работах — *E. monostachya* L. и *E. vulgaris* Rich. (см. выше), является *E. distachya* L. subsp. *monostachya* (L.) Riedl (1967), s. str., emend. Имханицкая, hoc loco (= *E. monostachya* L. s. str., quoad lectotypum, excl. syn. «*Ephedra* («*Ephedera*») *monospermos*. Amm. ruth. 255» et «Gmel. Sib. 1. p. 171. t. 38. fig. 1.» (= *E. monosperma* C. A. Mey.)). Описан из Зап. Сибири (с р. Иртыш). L e c t o t y p u s (Meyer, 1846 : 274(84), sub *E. vulgaris* γ. *submonostachya*): «*Ephedra* minima, flagellis brevioribus et tenuioribus». J. Amman, 1739, Stirp. rar. Ruth.: 176, n° 254, tab. 26, [♀ fr.]; «*Ephedra* petiolis saepe pluribus, amentis solitariis». J. G. Gmelin, 1747, Fl. sib. 1 : 171, tab. 37, fig. A [ex Amman. repet.]») (BM?).

Л е к т о т и п *E. monostachya*, по-видимому, хранится в BM, где находятся автентичные экземпляры растений, изображенных во «Flora sibirica» И. Г. Гмелина (Stafleu a. Cowan, 1976 : 956; см. также Липшиц, Васильченко, 1968 : 9—10).

H. Freitag, M. Maier-Stolte (1994) полагают, что для средиземноморских и восточных популяций *E. distachya*, которые иногда трактовались ботаниками как разные виды (*E. distachya* L., *E. monostachya* L.), не оправдан даже ранг подвида.

E. distachya, малоизученный таксон флоры Кавказа, нуждается в критической ревизии на основе новых обширных и более полных гербарных сборов, включающих как мужские, так и женские растения в разных фенофазах, но особенно в репродуктивной стадии, с присутствием мегаконстробилов, точное определение видов эфедры, без которых практически невозможно, а также в изучении растений в природе по всему ареалу вида, особенно в Восточном Закавказье, в прикаспийских районах Азербайджана, где наблюдается наибольшее разнообразие видов этого рода.

2. *E. vvedenskyi* Pachom., 1968, Опр. раст. Ср. Азии, 1 : 198 («Appendix»), 30; Череп., 1973, Свод доп. и изм. «Фл. СССР» : 233; он же, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд.: 423; Связева, 1977, Ареалы дер. и куст. СССР, 1 : 45, карта 21А, *4*; P. A. Schmidt, 2002, Deutsch. Dendr. Ges. 87 : 69. — *E. distachya* L. subvar. *tristachya* Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw., Wien), 56, 2 (Art. Gatt. *Ephedra*) : 67, p. p.; Фомин, 1928, Голонас. Кавк. Криму : 52 (Тр. Фіз.-мат. відд. Всеукр. Акад. наук, 11, 1 : 54); Гроссг., 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 71 (ut «var. *tristachya* Stapf»); Кадыров, 1950, Фл. Азерб. 1 : 78 (ut «var. *tristachya* Stapf»); Сахок., 1959, Дендрофл. Кавк. 1 : 309 (ut «var. *tristachya* Stapf»). — *E. distachya* L. f. *caspia* Fomin, 1928, цит. соч.: 52(54), p. p., excl. specim. Kar. ex ins. Swiatoi; Гроссг., 1939, цит. соч., 1 : 71 (ut «var. *caspia* Fomin»), p. p.; Кадыров, 1950, цит. соч., 1 : 78 (ut «var. *caspia* Fomin»); Сахок., 1959, цит. соч., 1 : 309 (ut «var. *caspia* Fomin»), p. p. — *E. distachya* subvar. *linnaei* auct. non Stapf : Fomin, 1928, цит. соч.: 51(53), p. p. — *E. aurantiaca* auct. non Takht. et Pachom.: Связева, 1977, цит. соч., 1 : 40, карта 21А, *3*, p. p. — *E. distachya* auct. non L.: Freitaga, Maier-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees a. shrubs in South-West Asia, 10 : 8, map 3, p. p., quoad syn. *E. vvedenskyi*.

Описан по материалам из Средней Азии, Кавказа и северного Ирана («in... Kopet-dag (fl. Sumbar ejusque affluxuum), in peninsula Krasnovodsk, in Caucasia (fl. Kura ejusque affluxuum, ad littora maris Caspii insulasque adjacentes), nec non in Persia boreali»). Lectotypus (Имханицкая, hoc loco; «typus», Черепанов, 1973 : 233): Туркмения, «Юго-Западный Копет-Даг, Кара-Калинский р-н, долина р. Сумбар. Дайне, вдоль погранполосы, 7 VII («7 VI»), [♀ fr. mat.], Б. В. Билолов и Т. В. Тимошенко» (ASH, isolecto. — LE!).

Примечание. М. Г. Пахомова (1968) при обнародовании *E. vvedenskyi* привела в качестве типового материала 2 образца — «Typus» (♀ fr. mat.) и «Allotypus» (♂ alab.) (в современном Международном кодексе ботанической номенклатуры — МКБН (2001) категория «аллотип» отсутствует). В протологе ссылки на дубликаты типовых образцов, хранящихся в LE, не даны. Выбор лектотипа *E. vvedenskyi*, сделанный С. К. Черепановым (1973) («Т.: Туркменская ССР, юго-западный Копетдаг, долина р. Сумбар, Дайне (ASH)»), не является действительным, поскольку им не была полностью процитирована гербарная этикетка типового экземпляра.

Изолектотип *E. vvedenskyi* (LE) тестирован H. Freitag («2 VIII 1994») как «*E. distachya* L.» с указанием: «Perhaps introgression by *E. intermedia*, but similar to other forms of Transcaucasia a[nd] S. Europe».

Ниже приведен синтип *E. vvedenskyi*, обозначенный в протологе как «Allotypus»: «Верхний Сумбар, у пос. Куруждей, 7 V 1956, № 12, [♂ alab.], Тарасова» (TAK, iso. (2) — LE!). Несоответствие гербарных этикеток типовых образцов протологу в отношении даты сбора (тип) и места сбора (аллотип, «Куруджей»), по-видимому, является следствием опечаток при публикации вида.

ВЗ: Ширв. (гора Ильхи-даг бл. ст. Сумгаит, гора Кёр-гёз (= Уши Бакинские), бл. ст. Баладжары и Хвалынская, бл. сел. Маразы — сб. Ф. Н. Алексеенко, 1900—1902 гг.; между селениями Сабунчи и Сураханы — сб. Г. Петунникова, 1910 г.).

Юго-Зап. (сев. Иран) и Ср. (Туркмения — Красноводский п-ов; Юго-Зап. Копетдаг, басс. р. Сумбар) Азия.

Примечание. Черепанов (1995) привел *E. vvedenskyi* только для Средней Азии. Пахомова в протологе этого вида не процитировала гербарные экземпляры с территории Кавказа. Гербарный материал с Кавказа, тестированный ею как «*E. vvedenskyi*», в LE отсутствует, за исключением единственного, ошибочно определенного образца из Нахичевани (сб. И. Ф. Бузе), в действительности принадлежащего к *E. aurantiaca* (см. далее).

Между тем в LE хранится гербарный материал *E. vvedenskyi*, собранный Алексеенко в ряде местонахождений на Апшеронском п-ове (Азербайджан) (см. выше), включая гербарные образцы № 604, 607, 608 (1900—1901 гг., «гора Ильхи-даг бл. ст. Сумгаит», «у ст. Баладжары», «бл. сел. Маразы»), определенные Пахомовой («3 VIII 1965») как «*E. aurantiaca*», и отнесенный Фоминым (1928) к *E. distachya* subvar. *linnaei* и к *E. distachya* subvar. *tristachya* («бл. ст. Хвалынская»), а также сборы Г. Петунникова (1910 г.; «между сел. Сабунчи и Сураханы»); последние принадлежат к описанной Фоминым (1928) с побережья Каспийского моря форме *E. distachya* f. *caspia* («in Transcaucasia orientali ad mare caspium») (= «var. *caspia* Fomin» auct. fl. cauc.).

Freitag, Maier-Stolte (1994 : 8) отнесли *E. vvedenskyi*, а также *E. aurantiaca* (см. далее), в синонимы *E. distachya*, считая эти виды всего лишь более мощными («robust») формами *E. distachya*, развившимися благодаря мягким зимам в южной части ареала этого вида.

3. *E. aurantiaca* Takht. et Pachom., 1967, in Pachom., Бот. мат. (Ташкент), 18 : 53; Пахом., 1968, Опр. раст. Ср. Азии, 1 : 30; Череп., 1973, Свод доп. и изм. «Фл. СССР» : 232; он же, 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд.: 422; D. Heller a. Heyn, 1994, Consp. Fl. Or. 9 : 16; P. A. Schmidt, 2002, Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. 87 : 69. — *E. distachya* auct. non L.: Boiss., 1884, Fl. Or. 5, 2 : 713, p. p., quoad specim. «Armenia Rossica in salsis ad Nackitchewan (Buhse!); Stapf, 1889, Denkschr. Akad.

Wiss. (Math.-Naturw., Wien), 56, 2 (Art. Gatt. *Ephedra*) : 69, p. p., quoad specim. «am Ara[xi]s, auf Salzboden bei Nahitschewan (Buhse, 1847!)»; Радде, 1901, Колл. Кавк. музея, 2 : 178, p. p., quoad coll. «Migri. R[adde]»; Гроссг., 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 70, карта 165, p. p., quoad pl. e Nachitch. et Megri; он же, 1949, Опр. раст. Кавк.: 40, p. p., quoad pl. e Nachitch.; Кадыров, 1950, Фл. Азерб. 1 : 78, p. p., quoad pl. e Nachitch.; Тахт., 1954, Фл. Арм. 1 : 100, p. p., quoad pl. e reg. Megri; Сахок., 1959, Дендрофл. Кавк. 1 : 309, карта 124, p. p., quoad pl. e Nachitch. et Megri; Связева, 1977, Ареалы дер. и куст. СССР, 1 : 40, карта 18A, Aa, p. p., quoad pl. e reg. Nachitch. et Megri; Freitag, Maier-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees a. shrubs in South-West Asia, 10 : 8, map 3, p. p., quoad syn. *E. aurantiaca.* — *E. vulgaris* auct. non Rich.: Медв., 1905, Дер. и куст. Кавк., изд. 2, 1 : 50, p. p., quoad pl. e Nachitch. et «Migri»; Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 30, p. p., quoad pl. e reg. Nachitch. — *E. intermedia* auct. non Schrenk et C. A. Mey.: Гроссг., 1939, цит. соч., 1 («Дополн.») : № 562, карта 8, p. p., quoad pl., excl. descr.; он же, 1949, Опр. раст. Кавк.: 40; Бобр. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 47, p. p.; Кадыров, 1950, цит. соч., 1 : 76, p. p.; Сахок., 1959, цит. соч., 1 : 308, p. p.

Описан по материалам из Закавказья, Турции, Ирана и Средней Азии (побережье Каспийского моря) («... in Caucasia, Transcaucasia, Turcia, Persia, Asia Media (in maris Caspici litore»)). Lectotypus (Имханицкая, hoc loco; «typus», Черепанов, 1973 : 232): Южная Армения (ущелье р. Аракс, ст. Мегри), «Migri, 6 VI 1890, № 333, [♀ fr.], G. Radde. Herb. Caucasicum (sub nom. *Ephedra*); *E. vulgaris* Rich. fide Медведев, 1908 in sched.; typus *E. aurantiaca* Takht. et Pachom. fide Pachomova, 30 XII 1966 in sched.» (LE!).

Примечание. Авторы вида при его обнародовании (Пахомова, 1967) привели в качестве типового материала — «Typus» (♀ fr.) и «Allotypus» (♂ fl.) (в современном Международном кодексе ботанической номенклатуры — МКБН (2001) категория «аллотип» отсутствует). Выбор лектотипа *E. aurantiaca*, сделанный Черепановым (1973) («Т.: Армянская ССР, Мегри (LE)»), не является действительным, поскольку им не была полностью процитирована гербарная этикетка типового образца.

Ниже приведен синтип *E. aurantiaca*, обозначенный в протологе как «Allotypus»: «Transcaucasia, Armenia, distr. Migri, inter pga. Migri et custodiam Aldara in fauce fl. Araxis. In rup. lapidosis siccis cum «phrygana», 7 VI 1934, [♂ fl.], I. Karjagin (sub nom. *E. distachya* L. (= *E. vulgaris* Rich.) in sched.; *E. distachya* L. fide H. Freitag, VIII 1994 in sched.)» (LE!).

ВЗ: Иорск.-Шек. («Казахский р-н, бл. сел. Карасахкал, 26 V 1928, А. А. Колаковский»); ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. (сев. Турция, сев. Иран) и Ср. (зап. Казахстан — п-ов Мангышлак; Туркмения — Красноводский п-ов; Юго-Зап. Копетдаг, долина р. Сумбар) Азия.

Примечание. Ареал *E. aurantiaca* на Кавказе нуждается в уточнении, для чего необходимы новые гербарные сборы.

К *E. aurantiaca* принадлежит гербарный экземпляр «Transcaucasia, Azerbaidjan, prov. Gandzha, distr. Kazach, prope p. Karasachkal, 26 V 1928, [♀ fl.], A. Kolakovsky (sub nom. *E. procera* Fisch. et C. A. Mey. (det. А. Гроссгейм); *E. intermedia* Schrenk fide П. Массагетов, IV 1937 in sched.; *E. distachya* L. ssp. *caspica* V. Nikit. fide В. Никитин, II 1962 in sched.; *E. aurantiaca* Takht. fide Pachomova, 3 VIII 1965 in sched.)» (LE!); последний был ошибочно отнесен Гроссгеймом (1939), а затем другими авторами (Бобров, 1950; Кадыров, 1950; Сахокиа, 1959) к *E. intermedia* Schrenk et C. A. Mey. Указание *E. aurantiaca* для ВЗ: Ширв. (Связева, 1977 : 40, карта 21A, *3*), очевидно, основано на ошибочно определенных Пахомовой гербарных экземплярах из Азербайджана (Алексеенко, 1900—1901 гг., № 604, 607, 608; «гора Ильхи-даг бл. ст. Сумгаит»; «у ст. Баладжары»; «бл. сел. Маразы» — LE!), в действительности принадлежащих к *E. wedenskyi*.

Гербарный образец *E. aurantiaca* «Salzlager b[ei] Nachitschewan, 11 V 1847, [Buhse]» (LE!), ошибочно определенный Пахомовой как *E. wedenskyi*, — дубликат

гербарного сбора Ф. А. Бузе (F. Buhse), приведенного ранее E. Boissier (1884) и O. Stapf (1889) под названием *E. distachya*.

4. *E. intermedia* Schrenk et C. A. Mey., 1846, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 6, Sci. Math. pt 2, Sci. Nat. 5(7), 3 : 278 (Vers. Monogr. Gatt. *Ephedra* : 88); Бобр. 1934, Фл. СССР, 1 : 198, p. p.; Freitag a. Maier-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees a. shrubs in South-West Asia, 10 : 10, map 6, p. p. — *E. vulgaris* auct. non Rich.: Parl., 1868, in DC. Prodr. 16, 2 : 355, p. p., quoad syn. *E. intermedia*.

Описан из вост. Казахстана (Тарбагатай) («... in Songoriae collibus versus altum montem Tarbagatai»). Lectotypus (Имханицкая, hoc loco): «Im Hügelland um Tarbagatai, 12 VIII 1840, [♀ fr.], A. Schrenk» (LE!, isolecto. (4) — LE!).

? ВЗ: Ширв. (Апшеронский п-ов, И. И. Карягин), Н. Кур. (гора Баба-Занан бл. г. Сальяны, М. И. Котов).

Сев. (Зап. Сибирь), Юго-Зап. (Иран, вост. Афганистан) и Ср. (вост. Казахстан — Тарбагатай; Туркмения — Красноводский п-ов, Копетдаг) Азия.

Примечание. Указания *E. intermedia* для ВЗ (Ширв., Апшеронский п-ов; Иорск.-Шек., бл. сел. Карасахкал, на отрогах третичного плато близ слияния рек Алазани и Куры; Н. Кур., гора Баба-Занан близ г. Сальяны) и ЮЗ (Нах., окр. сел. Неграм и Дорошам) (Гроссгейм, 1939 («Дополн.») : № 562, карта 8; Кадыров, 1950 : 78; Бобров, 1950 : 47; Сахокиа, 1959 : 308; Мусаев, 1978 : 528, рис. 2, *4*; 3 (карты); Freitag a. Maier-Stolte, 1994 : map 6) основаны на ошибочно определенных гербарных экземплярах, в действительности принадлежащих к *E. aurantiaca* (ВЗ: Иорск.-Шек., «prope p. Karasachkal, 26 V 1928, [♀ fl.], A. Kolakovsky», см. выше; «ЮЗ: Нах., «prope st. viae ferr. Darosham, 12 VIII 1937, [♀ fl.], S. Zakarjan»» (LE!)) и, вероятно, к *E. wedenskyi* (ВЗ: Ширв. и Н. Кур.); к последнему, по-видимому, относятся отсутствующие в LE и не изученные нами гербарные сборы И. И. Карягина (Апшеронский п-ов) и М. И. Котова (гора Баба-Занан).

Присутствие *E. intermedia* на Кавказе сомнительно и нуждается в подтверждении новыми гербарными материалами. *E. intermedia* не был приведен для Кавказа Пахомовой (1971), О. А. Связевой (1977), С. К. Черепановым (1995) и P. A. Schmidt (2002), а также Riedl (1963 : 4, «var. *intermedia*») во «Flora Iranica».

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 99-04-49790 и 02-04-49788).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Сем. Эфедровые — *Ephedraceae* Wettst. // Флора СССР. М.; Л., 1934. Т. 1. С. 195—204.

Бобров Е. Г. К познанию рода *Ephedra* // Бот. матер. (Ленинград). 1950. Т. 13. С. 46—47.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 320 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, 1928. Т. 1. 296 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. Баку, 1939. Т. 1 (Тр. Бот. ин-та Азерб. фил. АН СССР. Т. 8(48)). 402 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Зернов А. С. Растения Северо-Западного Закавказья. М., 2000. 130 с.

Кадыров Г. М. Сем. *Ephedraceae* Wettst. — Хвойниковые — Эфедровые // Флора Азербайджана. Баку, 1950. Т. 1. *Polypodiaceae — Gramineae*. С. 76—80.

Коропачинский И. Ю. Сем. Хвойниковые — *Ephedraceae* Dumort. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 25.

Краткий словарь ботанических терминов / Сост. М. В. Буланая, Ю. И. Буланый, А. Г. Еленевский, Л. А. Черепанова. Саратов, 1993. 152 с.

Лачашвили И. Я. Ephedraceae Wettst. // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1971. Т. 1. С. 145—148.

Липский В. И. Флора Кавказа. Свод сведений о флоре Кавказа за двухсотлетний период ее исследования, начиная от Турнефора и кончая XIX в. // Тр. Тифлиск. бот. сада. 1899. Вып. 4. 584[585] с.

Липшиц С. Ю., Васильченко И. Т. Центральный гербарий СССР. Исторический очерк. Л., 1968. 142 с.

Медведев Я. С. Деревья и кустарники Кавказа. 2-е изд. Тифлис, 1905. Вып. 1. 54 с.; 3-е изд. Тифлис, 1919. 485 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый Шестнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Сент-Луис, Миссури, июль—август 1999 г. / Пер. с англ. Т. В. Егоровой. СПб., 2001. 210 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Мусаев И. Ф. К географии и филогении представителей рода Эфедра // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 523—543.

Пахомова М. Г. Новые виды *Ephedra* L. из Азии // Бот. матер. (Ташкент). 1967. Вып. 18. С. 49—54.

Пахомова М. Г. Ephedraceae — Хвойниковые // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры Средней Азии. Ташкент, 1968. Т. 1. С. 25—34.

Пахомова М. Г. К систематике рода *Ephedra* (по поводу статьи Ю. Д. Соскова «Три линии развития в секции *Ephedra* рода *Ephedra* L. во флоре СССР» в «Ботаническом журнале», т. 53, № 1, 1968 и статьи В. А. Никитина «*Ephedraceae* Wettst.» в книге «Флора Таджикской ССР», М.; Л., т. 1, 1957) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 5. С. 697—705.

Пахомова М. Г. Сем. *Ephedraceae* Dum. 1. *Ephedra* L. // Растения Центральной Азии. Л., 1971. Вып. 6 / Под ред. В. И. Грубова. С. 25—33.

Радде Г. И. Коллекции Кавказского музея. Тифлис, 1901. Т. 2. Ботаника. 201 с.

Сахокиа М. Ф. Сем. *Ephedraceae* Wettst. — Хвойниковые // Дендрофлора Кавказа (Дикорастущие и культурные деревья и кустарники). Тбилиси, 1959. Т. 1. С. 305—313.

Связева О. А. Сем. *Ephedraceae* Dum. — Хвойниковые (Эфедровые) // Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1977. Т. 1. Тиссовые — Кирказоновые. С. 40—43, 45. Карты 18 (А, Аа; Б), 19А, 20 (А, Аа), 21А.

Сосков Ю. Д. Три линии развития в секции *Ephedra* рода *Ephedra* L. во флоре СССР // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 85—91.

Тахтаджян А. Л. Сем. *Ephedraceae*, Хвойниковые // Флора Армении. Ереван, 1954. Т. 1. *Lycopodiaceae — Fumariaceae*. С. 100—103.

Тахтаджян А. Л. Ephedraceae — Эфедровые // Тахтаджян А. Л., Фёдоров Ан. А. Флора Еревана. Определитель дикорастущих растений Араратской котловины. 2-е изд. / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1972. С. 53.

Тахтаджян А. Л. Семейство Эфедровые (*Ephedraceae*) // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. С. 300—302.

Фомин А. В. Голонасінньові Кавказу та Криму. Київ, 1928. С. 1—60 (Тр. Фіз.-мат. відд. Всеукр. Акад. наук. 1928. Т. 11. Вып. 1. С. 3—62).

Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (Т. I—XXX). Л., 1973. 668 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шмальгаузен И. Ф. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Руководство для определения семенных и высших споровых растений. Киев, 1897. Т. 2. 752 с.

Amman J. Stirpium rariorum in imperio Rutheno sponte provenientium icones et descriptiones collectae ab Ioanne Ammano... instar supplementi ad commentar. Petropoli, 1739. [1]—210, [12] p.

Bieberstein F. A. Marschall. Flora Taurico-Caucasica. Charkoviae, 1808. T. 2. 477 p.; 1819. T. 3 (Supplement). 654 p.

Boissier E. Flora Orientalis. Genevae; Basileae, 1884. T. 5. Pt 2. P. [429]—868.

Coode M. J. E., Cullen J. Ephedraceae // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis. Edinburgh, 1965. Vol. 1. P. 84—85.

Freitag H., Maier-Stolte M. Ephedra L. // Flora Europaea. 2 ed. / Ed. by T. G. Tutin et al. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 49.

Freitag H., Maier-Stolte M. Ephedraceae Browicz K. Chorology of trees and shrubs in South-West Asia and adjacent regions. Poznań, 1994. Vol. 10. P. 5—16.

Gmelin J. G. Flora sibirica sive historia plantarum Sibiriae. Petropoli, 1747. T. 1. [1]—221, [26, ind.] p.

Heller D., Heyn C. C. Conspectus Florae Orientalis. An annotated catalogue of the flora of the Middle East. Jerusalem, 1994. Fasc. 9. 171 p.

Hohenacker R. F. Enumeratio plantarum quas in itinere per provinciam Talysch collegit. [Moscou, 1838]. 178 p.

Jalas J., Suominen J. (Eds.). Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. Helsinki, 1973. Vol. 2. *Gymnospermae* (*Pinaceae* to *Ephedraceae*). 40 p.

Karelin G. Enumeratio plantarum, quas in Turcomania et Persia Boreali legit... // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1839. [T. 12]. № 2 («II»). P. 141—177.

Kubitzki K. Ephedraceae Dumortier // The families and genera of vascular plants. Berlin, Heidelberg, 1990. Vol. 1 / Ed. by K. U. Kramer a. P. S. Green. P. 379—382.

Ledebour C. F. Flora Rossica. Stuttgartiae, 1850. Vol. 3. Pars 2. P. 493—684.

Linnaeus C. Species plantarum. Ed. 1. Holmiae, 1753. T. 2. P. 561—1200.

Linnaeus C. Systema naturae. Ed. 12. Holmiae, 1767. T. 2. 736 p.

Markgraf F. Ephedra L. // Flora Europaea / Ed. by T. G. Tutin et al. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 40.

Markgraf F., Zoller H. Familie *Ephedraceae* Dumortier // Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 3. völlig neuarb. Aufl. Berlin; Hamburg, 1981. Bd 1. T. 2 / Hrsg. von F. Markgraf. S. 143—148.

Meyer C. A. Verzeichniss der Pflanzen, welche während der, auf Allerhöchsten Befehl, in den Jahren 1829 und 1830 unternommenen Reise im Caucasus und den Provinzen am westlichen Ufer des Caspischen Meeres gefunden und eingesammelt worden sind. St. Petersburg, 1831. 241 S.

Meyer C. A. Versuch einer Monographie der Gattung *Ephedra*, durch Abbildungen erläutert // Mém. Acad. Sci. Pétersb. Sér. 6. Sci. Math. Pt 2. Sci. Nat. 1846. T. 5(7). Fasc. 3. P. 225—298.

Meyer C. A. Versuch einer Monographie der Gattung *Ephedra*, durch Abbildungen erläutert // St. Petersburg, 1846. S. 35—108.

Parlatore Ph. Ephedra Tourn. // De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1868. Pars 16(2). P. 352—359.

Richard L. C. M. Commentatio botanica de *Conifereis* et *Cycadeis*. Opus postumum ab Achille Richard filio... perfectum et in lucem editum. Stutgardiae, 1826. 212 p.

Riedl H. Ephedraceae // Rechinger K. H. Flora Iranica. Graz, 1963. [Lfg. 3]. 8 p.

Riedl H. Die Gattung *Ephedra* in Europa // Sci. Pharm. 1967. Jg. 35. H. 3. S. 225—228.

Riedl H. Notes on *Ephedra* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1980. Vol. 38. N 2. P. 291—295.

Schmidt P. A. Bäume und Sträucher Kaukasiens. Teil 1 : Einführung und *Gymnospermae* (Nadelhölze und sonstige Nacktsamer) // Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. 2002. N 87. P. 59—81.

Stafleu F. A., Cowan R. S. Taxonomic literature. 2 ed. Vol. 1 : A—G. Utrecht, 1976. 1136 p. (Regn. Veg. Vol. 94).

Stapf O. Die Arten der Gattung *Ephedra* // Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw., Wien). 1889. Bd 56. Abt. 2. S. 1—112.

Wielgorskaya T. Dictionary of generic names of seed plants / Consulting Ed. A. Takhtajan. New York, 1995. 570 p.

Willdenow C. L. Species plantarum. Ed. 4. Berolini, 1806. T. 4. Pars 2. P. 631—1157.

SUMMARY

The synopsis of the native to the Caucasus *Ephedra* species (section *Ephedra*) with the citations of synonyms, types and geographical distribution is presented. Occurrence of *E. intermedia* in the Caucasus is to be confirmed. The names *E. wedenskyi* Pachom., *E. aurantiaca* Takht. et Pachom. and *E. intermedia* Schrenk et C. A. Mey. are lectotypified here. *E. distachya* subsp. *monostachya* is emended.

Myosotis kamelinii O. Nikiforova sp. nov. (sect. *Mediterraneae* O. Nikiforova) — Plantae perennes laxe caespitosae, 20—35 cm altae. Rhizoma breve, incrassatum. Caules 2—3(4), firmi, pilis patentibus erectis pubescentes. Folia radicalia longe petiolata, petiolis 4—5 cm longis, lanceolata vel ovato-lanceolata. Folia caulina 2.5—3.5 cm longa, 0.7—1.0 cm lata, subamplexicaulia, anguste lanceolata, apice acutata; folii pagina superior semiappresse pilosa, inferior glabra vel parcissime pilosa. Inflorescentia compacta, post anthesin elongata, caule triplo brevior. Calyx sub anthesi ca 3.5 mm longus, fructificatione ad 4.5—5 mm longus, in lobos acute triangulares ad 2/3 fissus, pilis brevibus rectis densis et pilis hamatis numerosis tectus. Corolla atrocoerulea vel cyanea, limbo ad 7 mm in diam., lobis rotundatis. Pedicelli fructiferi 5—6 mm longi, pilis semihamatis et hamatis dense vestiti. Eremi ca 1.8 mm longi, 1.0 mm lati, elliptici, apice carinati. Areola rotundato-elliptica, caveis breviusculis lateralibus.

Typus: Asia Media. Kirghizskyi Alatau; ad fontes fluminis Tujuk: in humidiusculis pratulis zonae subalpinae. 9 VII 1931. P. Massagetov et A. Massaljskiy. N 34—30. (LE).

Affinitas. Species *M. olympica* Boiss. affinis, a qua caulibus firmis 20—35 cm (nec 10—15 cm) alti, foliis longis lanceolatis basi subamplexicaulibus et pedicellorum pubescentia densiore, nec non pedicellis fructiferis pilis semihamatis et hamatis dense (nec pilis erectis appressis et semiappressis) vestitis differt.

Многолетние рыхлодерновинные растения 20—35 см выс. Корневище короткое утолщенное. Стебли в числе 2—3(4), крепкие, опушенные оттопыренными прямыми волосками. Прикорневые листья на длинных черешках, 4—5 см дл., ланцетные или овально-ланцетные. Стеблевые листья 2.5—3.5 см дл., 0.7—1.0 см шир., узколанцетные, на верхушке заостренные, полустеблеобъемлющие; верхняя поверхность опушена полуприжатыми волосками, нижняя — голая, иногда слабо опушенная. Соцветие компактное, к концу цветения достигает 1/3 длины стебля. Чашечка в период цветения около 3.5 мм дл., при плодах 4.5—5.0 мм дл., на 2/3 надрезанная на треугольные доли, густо опушенная короткими прямыми и многочисленными крючковатыми волосками. Венчик темно-голубой или синий, около 7 мм диам., с округлыми лопастями. Плодоножки 5—6 мм дл., густо опушенные полукрючковатыми и крючковатыми волосками. Эремы около 1.8 мм дл., 1.0 мм шир., эллиптические, на верхушке килеватые. Ареола округло-эллиптическая, с глубокими боковыми кавеями (углублениями).

Тип: Средняя Азия. Киргизский Алатау; верховье р. Туюк; сыроватые лужайки в субальпийской зоне. 9 VII 1931. П. С. Массагетов и А. Массальский. N 34—30. (LE).

Родство. Родствен *M. olympica* Boiss. Отличается высокими крепкими стеблями, 20—35 см выс. (а не 10—15 см), длинными ланцетными полустеблеобъемлющими листьями и опушением плодоножек. У *M. kamelinii* плодоножки опушены многочисленными крючковатыми и полукрючковатыми волосками (а не прямыми прижатыми и полуприжатыми волосками).

Горный среднеазиатский вид. Распространен в горных системах Тянь-Шаня (хребты: Киргизский Алатау, Ферганский, Терскей Ала-Тоо, Таласский Алатау, Ковок, Куэлю, Заилийский Алатау, Кунгей Алатау) и Памиро-Алая (хребты Алайский, Петра Первого, Дарвазский, Мазарский, Южно-Аличурский, Зеравшанский, Гиссарский). Джунгарский Алатау ограничивает ареал вида на севере (рис. 1). Обитает в альпийском и субальпийском поясах гор на увлажненных лужайках, близ снежников, редко спускается в степной пояс, где произрастает в полынных и арчевниковых зарослях.

Факт, что одни и те же растения, иногда с одного пункта сбора, различные коллекторы относили к видам разного родства, указывает на сложность структуры рода и недоработку его таксономии. *M. kamelinii* имеет мезоксерофильный облик и крючковатые волоски на чашечке цветка, что давало основание исследователям определять его как *M. sylvatica*. Но форма эремов и ареолы (округло-эллиптическая с боковыми кавеями) указывает на отсутствие родственных связей с *M. sylvatica*, у которого ареола почковидная (рис. 2). Наличие дерновины, утолщенное корневище, наличие розеток прикорневых листьев и форма чашечки цветка показывают на

50°

45°

40°

70° 75° 80°

Рис. 1. Карта ареала *M. kamelinii*.

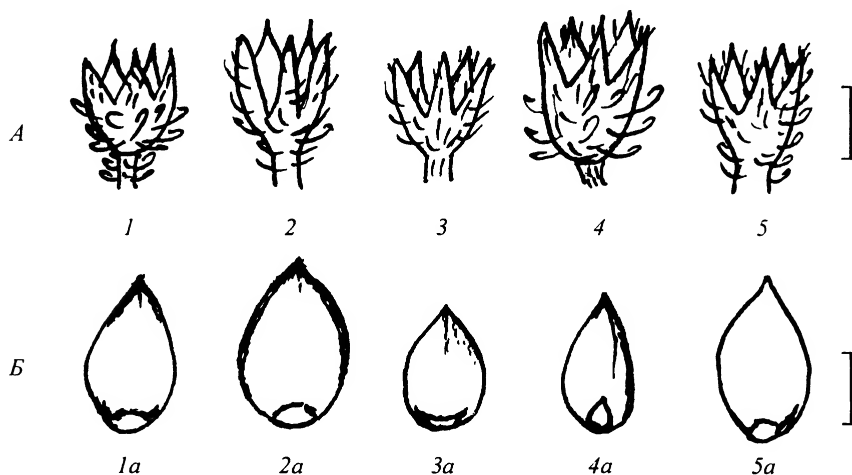


Рис. 2. Морфологические особенности чашечки и эремов *Myosotis kamelinii* по сравнению с другими видами.

А — форма чашечки, опушение ее и плодоножки, *Б* — форма эремов и ареол. *1, 1a* — *M. kamelinii; 2, 2a* — *M. suaveolens; 3, 3a* — *M. alpestris; 4, 4a* — *M. sylvatica; 5, 5a* — *M. olympica.* Масштабная линейка: *1—5* — 3 мм; *1a—5a* — 2 мм.

морфологическое сходство с *M. alpestris*. Но многочисленные крючковатые волоски на чашечках, особенно у их основания и по жилкам долей, отличают *M. kamelinii* от видов секц. *Alpestres* (T. N. Pop.) O. Nikiforova, у которых чашечка опушена прямыми полуприжатыми, серповидными и полукрючковатыми волосками (Никифорова, 2001). По форме листьев, мезоксерофильному облику наш вид сходен с балканским эндемиком *M. suaveolens*. От него хорошо отличается формой эрема и формой ареолы. У *M. suaveolens* эрем широкоэллиптический с более выраженной крыловидной окраиной и округло-эллиптической ареолой без кавей (рис. 2).

По форме ареолы эрема *M. kamelinii* занимает промежуточное положение между видами секций *Alpestres* и *Mediterraneae*. У видов данных секций ареолы эремов имеют боковые кавеи, но форма их разная. Так, у видов секц. *Alpestres* ареолы большей частью эллиптические, расположены близ основания эрема, с короткими и глубокими кавеями. У видов секц. *Mediterraneae* (*M. olympica*) ареолы расположены на брюшной стороне, более крупные, а кавеи длинные, опоясывающие основание эрема (рис. 2). У *M. kamelinii* ареола крупная, расположена на брюшной стороне, но кавеи короткие. Как видно, крючковатые волоски на чашечке и плодоножках, а также форма ареолы эремов указывают на близкое родство *M. kamelinii* видам секц. *Mediterraneae*, особенно *M. olympica*.

Большинство видов секц. *Mediterraneae* мезоксерофиты и предпочитают сухие каменистые горные склоны лесного пояса. *M. olympica* произрастает в альпийском и субальпийском горных поясах Кавказа, Ирана и Турции. *M. kamelinii* — в альпийском и субальпийском поясах горных систем Средней Азии, где предпочитает местообитания с избыточным увлажнением (альпийские увлажненные лужайки, близ снежников). Тип ареала горносреднеазиатский.

Благодарности

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48988).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Никифорова О. Д. Система рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 77—86.

SUMMARY

A new species is revealed, *Myosotis kamelinii* O. Nikiforova (section *Mediterraneae* O. Nikiforova) from the affinity of *M. olympica* Boiss. The species occurs in the subalpine and alpine zones of the Middle Asia mountains.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.26 : 581.4

© О. Г. Шевченко, Т. Ю. Орлова, И. В. Стоник

НОВЫЕ ДЛЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ ВИДЫ *THALASSIOSIRA* (*BACILLARIOPHYTA*)

Светлой памяти
Ираиды Викторовны Макаровой
посвящается

O. G. SHEVCHENKO, T. Yu. ORLOVA, I. V. STONIK. SPECIES OF THE GENUS *THALASSIOSIRA* (*BACILLARIOPHYTA*) NEW FOR THE FAR EASTERN SEAS OF RUSSIA

Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Тел.: (4232) 317107
E-mail: shevol@mail.primorye.ru
Поступила 20.12.2001
Окончательный вариант получен 30.12.2002

Приводятся сведения о 5 видах *Thalassiosira* из дальневосточных морей России. *T. binata* Fryxell, *T. guillardii* Hasle и *T. curviseriata* Takano впервые отмечены в российских морях, *T. mala* Takano и *T. proschkinae* var. *spinulata* (Takano) Makarova — в Японском море. Для каждого вида дано морфологическое описание по данным электронной микроскопии, приведены сведения об экологии и распространении в дальневосточных морях и в Мировом океане.
Ключевые слова: *Thalassiosira*, электронная микроскопия, Японское море, Охотское море.

При изучении батометрических проб фитопланктона, собранных в разные сезоны 1986—2001 гг. в прибрежных водах Японского и Охотского морей, были обнаружены виды *Thalassiosira* Cl. с очень малыми размерами клеток (4—14 мкм), новые для морей России и Японского моря. Применение электронной микроскопии позволило идентифицировать 5 видов *Thalassiosira*, среди которых *T. binata* Fryxell, *T. guillardii* Hasle и *T. curviseriata* Takano впервые отмечаются для российских морских вод. *T. mala* Takano и *T. proschkinae* var. *spinulata* (Takano) Makarova впервые указываются для Японского моря. Обработка материала проводилась по традиционной методике, используемой для изучения рода *Thalassiosira* (Макарова, 1988). Все обнаруженные виды относятся к секции *Thalassiosira* по классификации рода, предложенной И. В. Макаровой (1971).

Род *Thalassiosira* Cl.

Секция *Thalassiosira* Makar.

Thalassiosira binata Fryxell, 1977 : 244, fig. 24—38; Fukuyo et al., 1990 : 186—187 (табл. I, *1*, *2*).

Клетки соединены в цепочки одним тяжом, с пояска 6-угольные. Створки плоские или вогнутые в центральной части, 10 мкм в диам. (табл. I, *1*). Ареолы одинаковой величины расположены в радиальных рядах, количество ареол близ центра и у края равное, 30—40 ареол в 10 мкм, форамены неправильно округлые (табл. I, *1*). Рядом с крупной центральной ареолой неправильной формы находится центральный вырост

с опорами. На расстоянии 1/3—1/4 радиуса от края створки кольцо из 10—11 равномерно расположенных выростов с опорами, их наружная часть — длинная узкая трубочка (табл. I, *1, 2*). Двугубый вырост крупный, находится в одном кольце с выростами с опорами, ближе к одному из них, его щель ориентирована почти радиально (табл. I, *2*).

Экология. Вид морской, бореально-тропический (Hasle, Syvertsen, 1997).

Распространение. Тихий океан: заливы восточного побережья Японии; Атлантический океан: Мексиканский залив, пролив Скагеррак (Hasle, Fryxell, 1977; Takano, 1990; Lange et al., 1992; Hasle, Syvertsen, 1997).

Вид найден в Японском море: единичные клетки были отмечены в бухте Мелководной в придонном слое в августе ($t_{воды}$ = 15 °C) и в Амурском заливе — в ноябре ($t_{воды}$ = 5 °C).

Для морей России указывается впервые.

Thalassiosira curviseriata Takano, 1981 : 34, figs. 1C, 26—38; Hallegraeff, 1984 : 498, figs. 8 a—c; Takano, 1990 : 192—193; Hasle, Syvertsen, 1997 : 63, Pl. 7, tabl. 9 (табл. I, *3, 4*).

Клетки соединены длинным тяжом в перекрученные цепочки. Створки круглые, вогнутые в центральной части, 5—14 мкм в диам. Ареолы расположены в радиальных рядах, 20—30 в 10 мкм. Створка на поверхности покрыта кремниевыми гранулами. Форамены ареол неодинаковой величины, в центре створки крупные неправильно округлые, ближе к краю — маленькие круглые (табл. I, *3*). На наружной поверхности створки один центральный вырост с опорами, окруженный несколькими более крупными ареолами (табл. I, *4*). По краю створки кольцо равномерно расположенных выростов с опорами, 4 в 10 мкм. На наружной поверхности створки они имеют расширяющуюся трубку, несущую по два противоположно направленных крыла (Takano, 1981). Двугубый вырост находится в одном кольце с краевыми выростами с опорами, обычно приближен к одному из них; его наружная часть в виде длинной трубки (табл. I, *3, 4*).

Примечание. Согласно литературным данным, створки *T. curviseriata* имеют 1—2 центральных выроста с опорами, смещенных от центра створки (Takano, 1981, 1990; Hallegraeff, 1984; Halse, Syvertsen, 1997). Экземпляры, обнаруженные нами в бухте Мелководной, имеют один центральный вырост с опорами, расположенный в центре створки (табл. I, *3, 4*).

Экология. Вид морской, бореально-тропический.

Распространение. Тихий океан: восточное побережье Австралии, западное и восточное побережья Японии; Атлантический океан: пролив Скагеррак (Takano, 1981, 1990; Hallegraeff, 1984; Lange et al., 1992).

В бухте Мелководной, Японское море, единичные клетки были отмечены в августе ($t_{воды}$ = 20 °C).

Для российских морей указывается впервые.

Географическое распространение *T. curviseriata* остается неясным. Согласно G. R. Hasle и E. E. Syvertsen (1997), вид является космополитом. Однако сведения о нахождении вида в антарктических водах отсутствуют. Самая южная точка распространения *T. curviseriata* у берегов Австралии (Hallegraeff, 1984) лежит за пределами антарктической области (Беклемишев, Семина, 1986). Нами вид был обнаружен в водах северной части Японского моря, расположенной в пределах аркто-бореальной фитогеографической области. Нахождение единичных клеток позволяет сделать предположение, что данный район является областью выселения вида и лежит за пределами основы ареала. Согласно литературным сведениям и полученным нами данным, можно сделать вывод о том, что *T. curviseriata* имеет бореально-тропический тип ареала по системе типификации ареалов, разработанной для фитопланктона (Беклемишев и др., 1977; Беклемишев, Семина, 1986).

Thalassiosira guillardii Hasle, 1978 : 274, figs. 28—50; Макарова и др., 1979 : 924, рис. 3, 8—10, Макарова, 1988 : 80, табл. LI, 9—12; Takano, 1990 : 200, figs. A—F, Hasle, Syvertsen, 1997 : 77, Pl. 10, 11, tabl. 12. — *Cyclotella nana* Hust., clone 7—15,

Guillard, Ryther, 1962 : fig. 2, A, B. — *Thalassiosira* sp. Belcher et Swale, 1977 : figs. 3. 4 (табл. II, *1—4*).

Клетки одиночные. Панцирь низкоцилиндрический, створки плоские, 5—32 мкм в диам. Структура створки из радиальных ребер, в центральной части 30 ребер в 10 мкм, у края 70—80 — в 10 мкм; у края створки ребра дихотомически разветвляются (табл. II, *1, 2*). Базальный кремнеземный слой створки представлен мелкими порами. На наружной поверхности створки, приблизительно на середине ее радиуса. 1—8 выростов с опорами (табл. II, *2*). По краю створки кольцо выростов с опорами. 10—12 в 10 мкм. Двугубый вырост расположен в одном кольце с выростами с опорами и занимает место одного из них; его щель ориентирована радиально (табл. II, *2*).

Примечание. Диаметр створок и число выростов с опорами у *T. guillardii* из района исследования соответствуют морфометрическим характеристикам, приводимым для экземпляров этого вида из прибрежных вод Японии (Takano, 1990).

Экология. Вид солоноватоводный, бореальный (Макарова, 1988).

Распространение. Пресные водоемы Англии, Венгрии, Германии, России. США, Японии; Тихий океан: восточное побережье Японии (Макарова и др., 1979: Takano, 1990).

Многочисленные клетки вида были отмечены в Амурском заливе Японского моря и в Ныйском заливе Охотского моря в июне ($t_{воды}$ = 10—13 °C).

Для морских вод России отмечен впервые.

Thalassiosira mala Takano, 1965 : 1—4, fig. 1, a—m, tab. 1, fig. 1—8; Hallegraeff. 1984 : 497, figs. 2 a—c; Макарова, 1988 : 78, табл. LI, 4, 5; Hasle, Syvertsen, 1997 : 54. pl. 13, tab. 7; Ake-Castillo et al., 1999 : 493, figs. 17—19 (табл. I, *5, 6*).

Клетки заключены в слизистую массу. Створки плоские, 5—7 мкм в диам. Расположение ареол в центре створки тангенциальное прямое, 30—35 в 10 мкм, к краю створки — тангенциальное изогнутое, 40 в 10 мкм. Ареолы 5—6-угольной формы, крибрум с 5—8 крибральными порами в центре створки и более чем с 8. ближе к краю (табл. I, *5, 6*). Центральный вырост с опорами с 3 сопутствующими порами, смещен от центра. По краю створки равномерное кольцо выростов с опорами, 10 в 10 мкм, окруженных 4 сопутствующими порами. Двугубый вырост находится между двумя выростами с опорами в краевом кольце; его наружная часть в виде щели, ориентированной радиально (табл. I, *5*).

Экология. Морской, бореально-тропический и нотальный вид (Макарова. 1988).

Распространение. Тихий океан: Охотское море, у берегов Австралии, Аляски, Калифорнии, Мексики, у восточного побережья Японии; Атлантический океан: у берегов Северной Америки, Южной Бразилии, Дании; Индийский океан: у берегов Африки, Индии (Макарова, 1988; Takano, 1990).

В Амурском заливе вид был отмечен в апреле ($t_{воды}$ = 5 °C) и в декабре ($t_{воды}$ = −1 °C).

Для Японского моря указывается впервые.

Thalassiosira proschkinae var. *spinulata* (Takano) Makarova, 1988 : 81, табл. LI, 21. 22; Fukuyo et al., 1990 : 220—221. — *Thalassiosira spinulata* Takano, 1981 : 33—34. fig. 1 B, 14—25 (табл. II, *5, 6*).

Клетки одиночные. Створки круглые, плоские или слегка выпуклые, 4—5 мкм в диам. Ареолы в центре створки полигональные, по направлению к краю створки радиально удлиненные, их количество у края и близ центра равное, 40—50 ареол в 10 мкм. Стенки ареол с шипообразными выростами (табл. II, *5*). Крибрум с многочисленными крибральными порами. Центральный вырост с опорами с двумя сопутствующими порами. По краю створки кольцо из 5 выростов с опорами. трубка на наружной поверхности створки длиннее, чем на внутренней, окружена 4 сопутствующими порами. Двугубый вырост расположен близ центра створки и

отделен от центрального выроста с опорами одной ареолой без крибральных пор (табл. II, *6*).

Экология. Вид пресноводный, солоноватоводный, бореальный (Макарова, 1988).

Распространение. Озера и реки Японии; Тихий океан: Охотское море, восточное побережье Японии; Атлантический океан: пролив Скагеррак (Макарова, 1988; Takano, 1990; Lange et al., 1992).

В Амурском заливе многочисленные клетки были обнаружены в апреле ($t_{пов.}$ = 5 °C).

Для Японского моря указывается впервые.

Благодарности

Работа выполнена при частичной поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований «Ведущие научные школы России» (проект № 00-15-97890) и гранта Президента Российской Федерации МК № 1420 2003 04.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев К. В., Парин Н. В., Семина И. В. Пелагиаль // Океанология. Биология океана. Биологическая структура океана. М., 1977. Т. 1. С. 219—262.

Беклемишев К. В., Семина Г. И. География планктонных диатомей высоких и умеренных широт Мирового океана // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. 1986. Т. 27. С. 7—23.

Макарова И. В. О морфологии и таксономии рода *Thalassiosira* Cl. // Новости систематики низших растений. 1971. Т. 8. С. 67—73.

Макарова И. В. Новые данные к изучению видов рода *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*) из Атлантического океана // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 2. С. 222—225.

Макарова И. В. Род *Thalassiosira* Cl. в морях СССР // Тр. зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 172. С. 26—38.

Макарова И. В. Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. Л., 1988. 117 с.

Макарова И. В., Генкал С. И., Кузьмин Г. В. Виды рода *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*), найденные в континентальных водоемах СССР // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 921—927.

Ake-Castillo J. A., Hernandez-Becerril D. U., Meave del Castillo M. E. Species of the genus *Thalassiosira* (*Bacillariophyceae*) from the Gulf of Tehuantepec, Mexico // Bot. Mar. 1999. Vol. 42. P. 487—503.

Gayoso A. M. Thalassiosira solitaria, sp. nov., from Narragansett Bay // Bot. Mar. 1985. Vol. 28. P. 477—484.

Hallegraeff G. M. Species of the diatom genus *Thalassiosira* in Australian waters // Bot. Mar. 1984. Vol. 27. P. 495—513.

Hasle G. R. Thalassioseraceae, a new diatom family // Norw. J. Bot. 1973. Vol. 20. N 1. P. 67—69.

Hasle G. R., Fryxell G. A. Thalassiosira conferta and *T. binata*, two new diatom species // Norw. J. Bot. 1977. Vol. 24. P. 239—248.

Hasle G. R., Syvertsen E. E. Marine diatoms // Identifying marine phytoplankton / Ed. by C. R. Tomas. Academic Press, San Diego. 1997. P. 5—385.

Hernandez-Becerril D. U., Tapia-Pena M. I. Planktonic diatoms from the Gulf of California and coasts of Baja California: species of the genus *Thalassiosira* // Bot. Mar. 1995. Vol. 38. P. 543—555.

Lange C. B., Hasle G. R., Syvertsen E. E. Seasonal cycle of diatoms in the Skagerrak, North Atlantic, with emphasis on the period 1980—1990 // Sarsia. a Nord. J. Mar. Biol. 1992. Vol. 77. P. 173—187.

Ross R., Cox E. J., Karayeva N. I. et al. An emended terminology for the siliceous components of the diatom cell // Nova Hedw. Beih. 1979. H. 64. S. 513—533.

Takano H. Harmful blooming of minute cells of *Thalassiosira decipiens* in coastal water in Tokyo Bay // J. Oceanogr. Soc. Jap. 1956. Vol. 12. P. 63—67.

Takano H. New and rare diatoms from Japanese marine waters — I // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1965. N 42. P. 1—10.

Takano H. Scanning electron microscopy of diatoms — II // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1976. N 87. P. 57—65.

Takano H. New and rare diatoms from Japanese marine waters — VI. Three new species in *Thalassiosiraceae* // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1981. N 105. P. 31—43.

Takano H. Diatoms // Red tide organisms in Japan. An illustrated taxonomic guide / Ed. by Y. Fukuyo et al. Tokyo, 1990. P. 162—331.

SUMMARY

The morphology of five species of the genus *Thalassiosira* found in the Far Eastern seas of Russia is described. *T. binata* Fryxell, *T. guillardii* Hasle and *T. curviseriata* Takano are new species for the Russian marine waters; *T. mala* Takano and *P. proschkinae* var. *spinulata* (Takano) Makarova are new species for the Sea of Japan. Some data on ecology and geographical distribution are presented.

УДК 582.998; 582.842.2 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 5

© Д. Курбанов

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ДВУХ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ ТУРКМЕНИСТАНА

D. KURBANOV. NEW LOCALITIES OF TWO RARE PLANTS OF THE FLORA OF TURKMENISTAN

Национальный институт пустынь, растительного и животного мира
744000 Ашхабад, ул. Битарап Туркменистана, 15
Fax: 8 983123553716
E-mail: desert@online.tm
Тел. 39-86-04

Сообщается о новых местонахождениях в Туркменистане *Viola karakalensis* (*Violaceae*) и *Lasiopogon muscoides* (*Asteraceae*).

Ключевые слова: *Viola karakalensis, Lasiopogon muscoides*, новые местонахождения, Туркменистан.

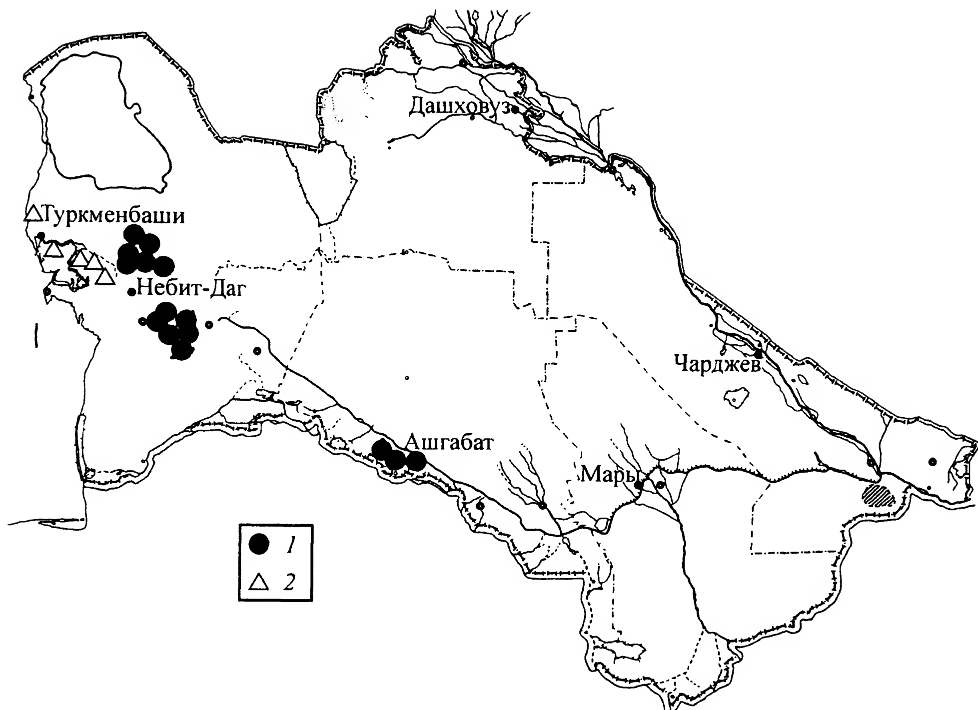
Весной 2002 г. при исследовании флоры Туркменистана мы собрали образцы двух редких видов. Первый из них — *Viola karakalensis* Klok. (фиалка каракалинская) — это высокодекоративное растение, распространенное в Туркменистане в Центральном, Юго-Западном и Северо-Западном Копетдаге, а также на хребте Большой Балхан (Камелин, Курбанов, 1985; Курбанов, 1991, 1992). На всем протяжении ареала фиалка каракалинская растет преимущественно на каменисто-щебнистых склонах средне- и низкогорий и встречается в составе древесно-кустарниковой растительности. Как правило, она растет в тени деревьев и зарослях кустарников. На Большом Балхане она приурочена в основном к балханополынникам.

Ранее фиалка каракалинская была найдена во многих урочищах Западного Копетдага и Большого Балхана (Курбанов, 1992). Позднее ее собрали на восточной границе Центрального Копетдага, в районе перевала Баджигиран.

В настоящей статье мы приводим данные о находке фиалки еще в одном пункте Центрального Копетдага — в урочище Чули, на подъеме к горе Душак, в 4 км к югу от центральной усадьбы пос. Чули. Здесь она растет на сухих каменисто-щебнистых склонах и в тени клена туркменского.

Вид был собран также в северо-западной части хребта Большой Балхан, в урочищах Ятык, Учгез, Агабай, Аннанияз и Сордоба (см. рисунок). Фиалка растет здесь на мелкоземистых, сухих северных склонах гор, где развита древесно-кустарниковая растительность и арчевые редколесья из *Juniperus turcomanica*. Следует отметить, что во всех местонахождениях на Большом Балхане жизненное состояние фиалки каракалинской очень хорошее: растения имеют высокий рост, хорошо развитые вегетативные и генеративные части (листья, цветки, плоды, семена) и образуют значительное число семян. Обычно семена созревают к началу 3-й декады мая и через несколько дней высыпаются из коробочек.

Несмотря на то что фиалка каракалинская найдена во многих урочищах Центрального Копетдага и Большого Балхана, она является редким растением. Вид не каждый год вегетирует, а если и вегетирует, то не развивается до генеративной фазы. Поэтому *Viola karakalensis* должна быть включена в список редких растений флоры Туркменистана.



Местонахождения.

1 — *Viola karakalensis* Klok., *2* — *Lasiopogon muscoides* (Desf.) DC.

Другой интересной находкой оказался *Lasiopogon muscoides* (Desf.) DC. (лазиопогон моховидный). До сих пор он был известен в Туркменистане из окр. г. Красноводска и пос. Джанга. Его ареал оказался значительно более широким, так как он был найден нами еще и в окр. ж.-д. станции Каратенгир и Белек, на выходах базальта (см. рисунок). Численность вида здесь довольно незначительная; он предпочитает сухие склоны гор. Лазиопогон моховидный — представитель монотипного древнесредиземноморского рода и на западных низкогорьях Туркменистана находится на северо-восточном рубеже своего распространения. Хотя этот вид известен в нескольких изолированных друг от друга местонахождениях, он принадлежит к числу очень редких растений. Жизненное состояние экземпляров лазиопогона является высоким. В благоприятные по осадкам годы он развивается хорошо и в течение первых двух декад апреля завершает свое фенологическое развитие.

Viola karakalensis и *Lasiopogon muscoides* являются редкими видами флоры Туркменистана и их местонахождения нуждаются в охране. Популяции этих растений сильно страдают от антропогенного воздействия вследствие освоения территорий для добычи минерального сырья, а также под жилищное строительство. Поэтому часть территории, где растут эти виды, необходимо взять под охрану.

Гербарные образцы обоих приведенных видов из новых местонахождений хранятся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) РАН и Миссурийского Ботанического Сада (MO) в США.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелин Р. В., Курбанов Д. Исчезающие и редкие растения Северо-Западного Копетдага (Кюрендага) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 409—418.

Курбанов Д. Новые данные о некоторых исчезающих и редких растениях Северо-Западного Копетдага // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 7. С. 1017—1019.

Курбанов Д. Анализ флоры Северо-Западного Копетдага. Ашгабат, 1992. 248 с.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58(091)

© О. А. Семихатова

ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ВОСТОЧНОМ ПАМИРЕ ПОД РУКОВОДСТВОМ О. В. ЗАЛЕНСКОГО

O. A. SEMIKHATOVA. ECOPHYSIOLOGICAL RESEARCH IN THE EASTERN PAMIR UNDER O. V. ZALENSKY'S SUPERVISION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 10.11.2002

Представлен анализ результатов экофизиологических исследований биостанции на Восточном Памире, проводившихся в 1940—1950-е годы под руководством О. В. Заленского.
Ключевые слова: история науки, экофизиология растений, Восточный Памир, О. В. Заленский

Исследования, проводившиеся на Памире под руководством О. В. Заленского, сыграли большую роль в развитии экологической физиологии. Именно на Памире сложились те важные методологические принципы (Вознесенский, 1977; Заленский, 1977), которые потом были положены в основу работ коллектива, получившего позднее — уже в стенах Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова — название школы Заленского (Семихатова, 1996). Этими принципами руководствовались исследователи, работавшие в ряде регионов бывшего СССР, в том числе в республиках Узбекистан, Таджикистан, Грузия. Результаты памирских работ опубликованы во многих статьях и книгах, в том числе и зарубежных (Pisek, 1960; Итоги..., 1973; Семихатова, 1984, и др.). Но нигде не указано, почему именно небольшой коллектив исследователей на заброшенной высоко в горы и далекой от научных центров биостанции смог занять видное место в науке о жизнедеятельности растений.

Вместе с тем ответ на этот вопрос важен не только как память о Заленском и тех его сотрудниках, которых, увы, уже нет, но и для создания в будущем новых очагов науки в еще неисследованных точках Земли. Мне кажется, что ответ на этот вопрос можно дать, если проследить, как складывался коллектив памирских физиологов и какова роль уникальных условий самого Памира.

Условия высокогорий Восточного Памира П. А. Баранов (1940) назвал крайними для жизни: большая сухость воздуха и почвы, сильная инсоляция с высоким содержанием ультрафиолета, резкие колебания температуры воздуха и особенно почвы, большая вероятность значительных заморозков в любой момент лета, низкое содержание в воздухе углекислоты и др. Здесь на высоте 3860 м над ур. м. в урочище Чечекты расположена Памирская биостанция (рис. 1).

Среди ботаников биостанции в качестве штатных сотрудников физиологи появились в 1939 г. Это были О. В. Заленский (исследования по фитосинтезу) и В. М. Свешникова (водный режим). Направления их работ были продиктованы и ведущими условиями высокогорий, и результатами опытов, проведенных физиологами, приезжавшими на Памир с экспедициями. Условия высокогорий создают большую напряженность жизни растений и вместе с тем представляют естественный эксперимент, позволяющий изучать реакции физиологических процессов растений на резкие изменения факторов среды и адаптацию к ним. В дальнейшем Заленский неодно-

Рис. 1. Памирская биологическая станция.

Справа — «лабораторный» корпус, слева — жилые помещения, на втором плане склад и столовая. Над станцией возвышается пик Зор Чечекты.

кратно отмечал, что именно в крайних условиях обитания растений эколого-физиологические исследования наиболее перспективны. Понимая это, он стремился расширить изучение жизнедеятельности памирских растений и с этой целью поддерживал контакты с физиологами Среднеазиатского ун-та А. В. Благовещенским и Н. Д. Леоновым, когда-то посетившими Памир. Однако особое значение имела установившаяся позднее связь с крупнейшим физиологом растений, заведующим кафедрой в Московском ун-те Д. А. Сабининым, которая возникла благодаря неисповедимой судьбе людей в военное время: одна из учениц Сабинина участвовала в первой зимовке на биостанции (1942—1943 гг.) и затем, вернувшись в Московский университет, стала, образно говоря, мостиком между Москвой и Памиром. Исследования физиологии растений в таких крайних условиях заинтересовали Сабинина. Личные качества Заленского — обаяние, энтузиазм и широкая эрудиция способствовали этому. Возможно, что Сабинину также была не чужда романтика, и он услышал «зов Крыши Мира». В июле 1946 г. он посетил биостанцию. Живо вникая в результаты работ памирских физиологов, блестящий педагог, он умел доходчиво изложить возникающие у него при этом идеи и ненавязчиво дать ценный совет. В то время Сабинин был занят проблемой роста растений и способствовал развитию исследований этого направления на биостанции. Первые опыты по минеральному питанию растений на таких высотах и разработка некоторых методологических принципов относительно временны́х параметров экспериментов и динамики исследуемых процессов связаны с его влиянием.

Интерес Сабинина к Памиру имел и еще одно важное следствие. Трое учеников его кафедры — дипломница М. М. Тюрина и окончившие аспирантуру М. Г. Зайцева и О. А. Семихатова — стали работать на биостанции. Для группы памирских экофи-

Рис. 2. Типичный вид высокогорной пустыни Восточного Памира.
Видна дорога Ош—Мургаб. Биостанция в 3 км от дороги в урочище Чечекты.

зиологов — Свешниковой, Заленского и поступившей на биостанцию после войны Р. М. Рейнус, это было серьезным подкреплением, позволившим развернуть исследования широким фронтом. Первые успехи и ранняя известность этого коллектива привлекли новые силы — выпускников Ленинградского ун-та Л. А. Филиппову,[1] И. А. Попову и М. М. Пономареву; позднее к ним присоединились Т. А. Глаголева и Н. Н. Измайлова.

Высокогорья Памира влияли не только на характер растительности, но и отбирали, даже в какой-то степени формировали людей. Здесь требовались выдержка и выносливость, воля к преодолению трудностей на пути поиска и творчества. В те времена не только на небольшой биостанции, но и в научных центрах не было необходимого оборудования, его следовало самим изобретать и конструировать. Вместе с тем понимание природного эксперимента требовало глубоких знаний. Особенностью сложившегося на Памире коллектива экофизиологов было то, что каждый из них в той или иной мере соответствовал этим требованиям. Большое значение имело и то, что физиологи были окружены ботаниками других направлений. Общей задачей биостанции было растениеводческое освоение высокогорных пустынь Памира. В связи с этим ставились опыты по выращиванию кормовых культур и проводилось широкое обследование дикой флоры. Заленский впоследствии отмечал, что «в комплексных исследованиях физиологи имеют уникальную возможность работать совместно с геоботаниками и систематиками, оказывающими неоценимую помощь при выборе репрезентативных видов растений...» (1982) (рис. 2).

Другие причины успехов памирских экофизиологов мы рассмотрим на ряде следующих примеров.

Заленский уделял основное внимание фотосинтезу растений, изучением которого была занята и большая часть коллектива физиологов. Газометрические измерения

[1] О. А. Семихатова с 1949 г., а О. В. Заленский с 1952 г. официально были сотрудниками Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, а Л. А. Филиппова — аспиранткой Заленского в том же институте, но местом их работы и научных интересов был Памир.

фотосинтеза выявили очень большие величины его интенсивности у растений Памира. Вероятно, эти данные требуют уточнения с помощью современной аппаратуры, но проведенные по единой методике, они дают достоверную информацию в сравнительном плане и объективно отражают динамику изменений фотосинтеза. Так, из этих исследований вытекает следующая закономерность общебиологического значения: даже в таких суровых условиях, как холодная высокогорная пустыня, не формируется единый тип растений по их ассимиляционной способности и реакции на эти условия.

Не менее важными исследованиями, продолжающими работы Костычева, были измерения дневного хода газообмена. Оказалось, что здесь полуденная депрессия фотосинтеза выражена особенно сильно, так что поглощение углекислоты сменяется значительным ее выделением. Это позволило Заленскому считать дневное выделение углекислоты на свету не усилением дыхания, как было принято (Чесноков и др., 1932), а описать особый тип газообмена, что можно рассматривать как предвестник открытия фотодыхания. Далее выяснилось, что характерные для Памира резкие изменения температуры в течение суток, особенно частые заморозки, оказывают не только прямое действие на фотосинтез и дыхание, но и четко выраженное последействие: они изменяют интенсивность дыхания на изменение интенсивности дыхания и сдвигают время наступления дневного максимума фотосинтеза. Обычно наблюдаемый в утренние часы подъем фотосинтеза после ночных заморозков происходил значительно позднее (Заленский, 1956, 1963; Филиппова, 1959а). Раньше исследователи газообмена растений не уделяли должного внимания последействию температуры. В дальнейшем было показано его огромное влияние на жизнедеятельность растений во всех, в том числе и в благоприятных, условиях произрастания.

Моделирование естественных резких смен температуры воздуха позволило их ранжировать по характеру воздействия на дыхание. Были выделены пределы температуры, последействие которых не изменяло интенсивности дыхания, затем — зона временно обратимо изменяющих (стимулирующих) и зона необратимо повреждающих дыхание температур (Семихатова, 1956). Эти данные, во-первых, выявили различие видов растений по устойчивости (ширине зон) и пластичности (способности к сдвигу зон в соответствии с условиями среды — сезонным сдвигам). Во-вторых, они указали на большую роль репараторных процессов в способности растений переносить неблагоприятные условия (Семихатова, 1962). По-видимому, это были одни из ранних свидетельств необходимости энергетических затрат для репарации повреждений. Приведенные примеры свидетельствуют, что при правильном прочтении природного эксперимента сам Памир ведет исследователей к выявлению новых и важных фактов.

Среди достижений физиологов Памирской биостанции большое место занимают результаты работ с радиоактивным углеродом. Прежде всего следует отметить, что именно здесь впервые в нашей стране применили C^{14} для изучения фотосинтеза в естественных условиях произрастания растений. В те годы еще не было приборов для введения радиоактивного углерода в листья. Нужный прибор (Заленский и др., 1955а, б) был придуман на Памире. Благодаря своей простоте он стал основой многих установок для полевых исследований фотосинтеза с применением C^{14} как в нашей стране, так и за рубежом. Ряд других оригинальных приборов для изучения фотосинтеза с помощью радиоактивной углекислоты был сконструирован В. Л. Вознесенским, когда он (физик по образованию) влился в группу экофизиологов.

Для регистрации количества ассимилированного при фотосинтезе радиоактивного углерода также не было заводских установок. В изготовлении необходимого устройства[2] неоценимую услугу биологам оказали ученые Физического ин-та им. Лебедева АН СССР, приехавшие на Памир для изучения космических лучей. Они развернули свой стационар вблизи биостанции. Дружеский союз с физиками и в дальнейшем во многом помогал биологам.

---

[2] В изготовлении необходимого устройства участвовал и В. Л. Вознесенский.

С применением C^{14} определяли потенциальную интенсивность фотосинтеза, т. е. его величину в естественных условиях, но при отсутствии ограничения низким содержанием углекислоты. Эти определения подтвердили, что и в крайних для жизни растений условиях есть виды как с высокой, так и низкой ассимиляционной способностью (Глаголева, Филиппова, 1965). Одним из выводов полученных данных было то, что максимальная интенсивность фотосинтеза закреплена генетически и обусловлена анатомическим строением листа и особенностями его метаболизма (Заленский, 1963, 1977). Очевидно, что этот вывод является одним из первых на подходах экологической физиологии к открытию C_4 пути фотосинтеза.

Проведение фотосинтеза в атмосфере с радиоактивной углекислотой давало возможность проследить включение поглощенного углерода в различные органические соединения. Целью руководимых Заленским работ было дать количественную характеристику процессов включения метки в определенные органические вещества и передвижение меченных соединений в растении за длительные отрезки времени. Следует подчеркнуть — именно количественная характеристика, возможность которой предоставляла разработанная Вознесенским (1955) специальная методика. В связи с экологической направленностью опыты проводились при варьировании условий (природном и искусственном) осуществления фотосинтеза на разных видах растений (Филиппова, 1959б). Разнообразие продуктов фотосинтеза, установленное по включению метки из $C^{14}O_2$ в ряд органических веществ листьев, было впервые выявлено на Памире в природных условиях произрастания растений.

Большая серия работ по действию и последействию температуры на фотосинтез и распределение поглощенного при этом радиоактивного углерода среди различных органических веществ листа не только дала фактический материал, представляющий интерес до настоящего времени, но и позволила Заленскому трактовать роль фотосинтеза в метаболизме растения шире, чем это делалось ранее. Он считал, что фотосинтез — не только генератор многообразных ассимилятов, но и регулятор того, в какие именно соединения поступает поглощенный из атмосферы углерод. Возможно, что такое представление было в какой-то мере подготовлено беседами с Сабининым, который придавал большое значение фотосинтезу в процессах роста растения. Позднейшие исследования многих авторов уже на субклеточном уровне вернули прежнее более узкое понимание процесса фотосинтеза. Но представление о влиянии условий осуществления этого процесса на качественный состав образуемых веществ и их передвижение по растению, перейдя в проблему транспорта ассимилятов, продолжает активно разрабатываться.

В непосредственной связи с определениями продуктов фотосинтеза проводились исследования морозоустойчивости памирских растений. Интересные результаты дали первые же опыты по искусственному замораживанию растений. Целью этих опытов была количественная характеристика морозоустойчивости в разных состояниях растения и выяснение условий, необходимых для ее повышения. Оказалось, что даже в период активного роста растения способны выдерживать очень большие понижения температуры. Более того, процессы новообразования листьев, активная жизнедеятельность и интенсивный фотосинтез оказались необходимыми для значительного повышения морозоустойчивости (Тюрина, 1957). Эти данные, не сразу принятые научной общественностью, существенно дополнили имеющиеся в литературе разрозненные сведения о морозоустойчивости растений в период роста и позднее вылились в особое направление исследований.

Значение описанных исследований стало ясным только теперь. В те же годы интерес вызывали сами получаемые результаты. Особенности жизнедеятельности растений в экстремальных условиях обитания были тогда в центре внимания физиологов. Горные растения изучали также в Альпах и в системе гор Южной Америки. Памир относился к другому типу гор. Привлекала внимание и сама постановка проводимых там работ — это были стационарные многолетние исследования в течение всего вегетационного периода.

В процессах жизнедеятельности памирских растений обнаруживалось много своеобразия. Так, например, ряд памирских видов показал необычайное долголетие. Среди пустынных полукустарничков были найдены особи 200- и даже 300-летнего возраста. Не у всех видов максимальная скорость роста совпадала с наиболее благоприятным периодом лета — у некоторых она наблюдалась во время почти ежедневных заморозков. Было выявлено, что для многих видов характерны интенсивные процессы отмирания частей побегов и корней, ведущие к партикуляции, и вместе с тем обилие спящих почек на корневищах и главном корне (Стешенко, 1965, и др.). В минеральном питании дикорастущих видов своеобразие проявилось в том, что поглощение азота и фосфора корнями не проявляло обычно наблюдаемой тесной связи с фотосинтезом и притоком ассимилятов. Кроме того, корни отличались необычайной стойкостью к отрицательной температуре (Зайцева, 1956). Тогда обратило на себя внимание неожиданно высокое содержание каротиноидов в листьях памирских растений (Попова, 1958). Этот интересный факт теперь хорошо укладывается в ряд современных доказательств роли каротиноидов в защите от фотоокисления в условиях высокой инсоляции и низкой температуры.

Исследования водного режима отличались тем, что велись определения комплекса характеризующих его параметров (транспирация, осмотическое давление, водный дефицит и др.) и включали не только надземные части растений, но и почву. Было выделено несколько типов растений. У пустынных видов водный баланс вопреки ожиданиям оказался устойчивым, но растения были способны выносить и значительное обезвоживание в моменты острого напряжения факторов внешней среды. Динамика содержания воды в почве позволила показать большое значение конденсационных процессов в ее водном балансе (Свешникова, 1962, 1965). Значительно шире, чем это представлялось ранее, оказалось разнообразие в органах растений набора углеводов и их сочетаний. Кроме того, была показана большая роль гемицеллюлоз в обмене растений пустынных местообитаний. Обобщение этих данных (Рейнус, 1964) представляет и теперь немалый интерес для исследователей транспорта ассимилятов и устойчивости.

В кратком очерке нельзя упомянуть все достижения экофизиологов Памирской биостанции. Мы не коснулись многих исследований с их интересными результатами. Не отметили также, что физиологи работали и на большей высоте, чем местонахождение биостанции, — а именно в нивальном поясе Памира. На такую высоту (4800 м над ур. м.) только подняться — уже подвиг. Важно подчеркнуть, что характерной чертой памирских ботанических исследований был комплексный подход к изучению растений и взаимосвязанных процессов их жизнедеятельности. Благодаря многолетним трудам экофизиологов Памир оказался в числе немногих регионов, в которых охарактеризованы особенности физиологии диких видов растений.

Деятельность коллектива физиологов завершилась на Памире в значительной степени в связи со сравнительно-географической направленностью руководимых Заленским эколого-физиологических исследований. Полученные сведения о физиологии растений холодных высокогорных пустынь требовали сопоставления с данными о растениях, произрастающих в других условиях, прежде всего, на Севере и в пустынях. В таком направлении были продолжены работы сотрудников Заленского и экофизиологов других лабораторий. При этом методологической основой проводимых исследований были принципы, сложившиеся на Памире. В статьях, посвященных получаемым результатам, данные памирских работ рассматриваются совместно со сведениями о растениях других регионов. Весь комплекс проведенных на Памире исследований еще ждет своего обобщения. Вместе с тем возможности дальнейших открытий на Памире еще далеко не исчерпаны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов П. А. Проблема крайних условий среды в разрешении вопросов освоения новых территорий // Растение и среда. М.; Л., 1940. Т. 1.

Вознесенский В. Л. Количественные измерения интенсивности фотосинтеза при помощи радиоактивного изотопа углерода C^{14} // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 3. С. 76—82.

Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений (Юго-Восточные Каракумы). Л., 1977. 256 с.

Глаголева Т. А., Филиппова Л. А. Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира // Проблемы ботаники. М.; Л., 1965. Т. 7. С. 120—132.

Итоги работ по физиологии растений Памира и перспективы дальнейших исследований. Душанбе. 1973. 200 с.

Зайцева М. Г. Исследование процессов поглощения азота и фосфора корневыми системами растений Памира в связи с температурным и световым режимом высокогорий // Тр. Ин-та ботаники АН Тадж. ССР. 1956. Т. 47. С. 3—63.

Заленский О. В. Об эколого-физиологическом изучении факторов продуктивности дикорастущих многолетних растений // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л., 1956. С. 217—230.

Заленский О. В. Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Памира и других климатических областей // Тр. Памирской биол. станции. Душанбе. 1963. Т. 1. С. 53—60.

Заленский О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. 37-е Тимирязевские чтения. Л., 1977. 56 с.

Заленский О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблема его взаимоотношения с дыханием: Дис. ... д-ра биол. наук в форме научн. докл. Л., 1982. 48 с.

Заленский О. В., Вознесенский В. Л., Пономарева М. М., Штанько Т. П. Влияние температуры на метаболизм углерода (C^{14}), поглощенного в процессе фотосинтеза // Бот. журн. 1955а. Т. 40. № 3. С. 21—32.

Заленский О. В., Семихатова О. А., Вознесенский В. Л. Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. М.; Л., 1955б. 90 с.

Попова И. А. О пигментах листьев памирских растений // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 11. С. 1550—1561.

Рейнус Р. М. Углеводный обмен растений в условиях высокогорий Памира. Душанбе, 1964. 138 с.

Свешникова В. М. Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира // Тр. Бот. ин-та АН Тадж. ССР. 1962. Т. 19. 247 с.

Свешникова В. М. Основные черты водного режима растений высокогорных пустынь Памира // Проблемы ботаники. М.; Л., 1965. Т. 7. С. 192—204.

Семихатова О. А. Об изменениях дыхания растений Памира от резкой смены температуры // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. 1956. Сер. 4. Вып. 2. С. 62—96.

Семихатова О. А. О причине большой интенсивности дыхания высокогорных растений Памира // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 5. С. 636—644.

Семихатова О. А. Проблемы фотосинтеза и дыхания в работах О. В. Заленского // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 1. С. 180—187.

Семихатова О. А. О научной школе О. В. Заленского // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 120—129.

Стешенко А. П. Основные морфолого-биологические особенности растений высокогорий Памира // Проблемы ботаники. М.; Л., 1965. Т. 7. С. 42—60.

Тюрина М. М. Исследования морозостойкости растений в условиях высокогорий Памира. Сталинабад. 1957. 124 с.

Филиппова Л. А. Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Эксперимент. ботаника, 1959а. Сер. 4. Вып. 13. С. 64—90.

Филиппова Л. А. Количественное распределение углерода, поглощенного при фотосинтезе, среди органических веществ листа // Проблемы фотосинтеза. М., 1959б. С. 325—329.

Чесноков В. А., Гречухина О., Ермолаева Е. Причина выделения больших количеств углекислого газа на свету листьями растений // Тр. Ленинградск. общ-ва естествоиспыт. Л., 1932. Т. 61. № 3—4. С. 125—131.

Pisek A. Pflanzen der Arktis und des Hochgebirges // Encyclop. Plant Physiol. Berlin, etc., 1960. Vol. 5. P. 376—419.

SUMMARY

The analysis is presented of the results of ecophysiological research at the biological station in the Eastern Pamir carried out in 1940—1950s under O. V. Zalensky's supervision.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Р. В. Камелин

ПАВЕЛ НИКОЛАЕВИЧ ОВЧИННИКОВ (К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

R. V. KAMELIN. PAVEL NIKOLAEVICH OVCZINNIKOW (ON THE 100-YEARS ANNIVERSARY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Гербарий
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 27.12.2002

Одним из наиболее значимых процессов мировой истории XX в., безусловно, стал процесс национального самоопределения многих народов, распада колониальной системы и становления многочисленных национальных государств. Совершенно ясно, что он был ускорен, прежде всего, бурным развитием государственных национальных образований в составе СССР и, в немалой степени, стремительным развитием культуры и науки в республиках Средней Азии. Значительный вклад в это развитие внесли российские деятели культуры и науки, и в их числе многие крупные ботаники, отдавшие себя делу изучения богатейшего растительного мира Средней Азии.

В Таджикистане, большая часть которого до Октябрьской революции была полуфеодальным государством с совершенно средневековой экономикой — Бухарским эмиратом, вассальным Российской империи, становление советской власти, а затем и культуры, и науки произошло позднее, чем в других регионах Средней Азии. Тем более значимы достижения этой небольшой республики, население которой было на 90 % неграмотным, если через 20 лет после окончания гражданской войны (и через 6 лет после Великой Отечественной войны) в Таджикистане была организована и Академия наук. В становлении и развитии этой Академии велики заслуги и выдающегося русского ботаника Павла Николаевича Овчинникова.

П. Н. Овчинников родился 10 апреля 1903 г. в г. Уфе. Блестящие способности у него проявились с детства, а благоприятная (интеллигентная) атмосфера дома, хорошей гимназии и богатая природа Приуралья довольно быстро определили развитие мальчика как естествоиспытателя. В ботанике первым его учителем был отчим И. А. Вереитинов, преподаватель естествознания в гимназии. А в годы первой мировой войны в Уфу попал чешский ботаник Йозеф Подпера (затем заведующий кафедрой ботаники в Брно), вошедший в круг уфимских натуралистов. Он с удовольствием учил и П. Н. Овчинникова, и еще одного будущего замечательного ботаника — С. Ю. Липщица сбору растений, их определению, а в дальнейшем

организовал и кружок юных натуралистов при Уфимском музее. Вспоминая о том времени, С. Ю. Липшиц подчеркивал, что уже в те годы было очевидно, что П. Н. — будущий ученый.

По окончании советской «трудовой» школы II ступени П. Н. в 1920 г. вслед за семьей переехал в Петроград, где поступил на биологическое отделение физико-математического факультета Петроградского ун-та. Призвание П. Н. Овчинникова-ботаника утвердилось в общении с прекрасными учителями В. Л. Комаровым, Н. А. Бушем, слушал он лекции и И. М. Крашенинникова. Рано попал он и в Гербарий Главного Ботанического сада, где начал обработки своих сборов из Башкирии. Первые его научные работы были опубликованы Б. А. Федченко в 1922 г., он также посодействовал и работе (вне штата) П. Н. в экспедициях Сада. Уже после второго курса П. Н. провел обследование Бирской лесостепи в Башкирии под идейным руководством Н. И. Кузнецова. В 1922—1925 гг. П. Н. работает ботаником в экспедициях Отдела изысканий Волховстроя, обследуя пойму р. Волхов. Руководили этими работами почвовед Л. И. Прасолов и прекрасный флорист С. С. Ганешин. Материалы студенческих работ П. Н. Овчинникова вошли в «Геоботаническую карту РСФСР» Н. И. Кузнецова и в «Почвенно-ботанический атлас р. Волхов и оз. Ильмень». Блестяще окончив университет в 1925 г., П. Н. один год отслужил в Красной Армии, и в это время была опубликована его большая работа по растительности поймы р. Волхов (250 страниц). Далее начались экспедиции, в которых изучалась растительность Смоленской обл., Северного Казахстана, Северо-Запада России, Бурятии. Руководят или консультируют П. Н. в этих работах многие видные ботаники — И. М. Крашенинников, М. М. Ильин, А. П. Ильинский и др.

Еще в гимназии П. Н. Овчинников серьезно занимался изучением трудов Маркса, Энгельса, Ленина, в 1920-е же годы он входит в круг молодых биологов-марксистов при Коммунистической Академии. Он публикует ряд работ в «Трудах Общества молодых марксистов при Коммунистической Академии», в журнале «Человек и природа», выступает на Всесоюзном съезде ботаников (в 1928 г.) с критикой социологических воззрений в геоботанике, отождествления взаимоотношений растений в растительных сообществах с взаимоотношениями людей (их ·групп, классов) в человеческом обществе. Эти работы П. Н., печатавшиеся коммунистами-теоретиками, которые были затем репрессированы, позднее весьма осложнили ему жизнь.

В начале 1930-х годов П. Н. Овчинников, наконец, становится штатным сотрудником Главного Ботанического сада РСФСР (а затем Ботанического ин-та АН СССР, Ленинград), и сразу после этого впервые попадает в Таджикистан. Он работает в экспедиционных отрядах Всесоюзной Академии наук в бассейне р. Зеравшан, в восточной части Гиссарского хребта, в Дарвазе и в Шугнане. Поразительно, как быстро П. Н. осваивает в это время сложнейший растительный мир Таджикистана. Уже через год он публикует по новым материалам систематические работы и (пока еще краткие) очерки растительности никем ранее не описанных горных районов Таджикистана. Причем все эти публикации (но и подробные отчеты, остающиеся не опубликованными) создаются наряду с активной работой П. Н. как систематика в связи с изданием «Флоры СССР» (для чего его собственно и используют в Главном Ботаническом саду).

Уже во втором томе «Флоры СССР» П. Н. обработал роды злаков *Phleum*, *Alopecurus*, *Dactylis*, параллельно он работал и по роду *Poa*. Еще примерно 3 года ушли на обработку сложнейшего рода *Ranunculus* и близких к нему родов *Ceratocephalus*, *Oxygraphis*, *Halerpestes*, *Ficaria*, а также рода *Trautvetteria*. Но в это же время П. Н. Овчинников совместно с Н. Ф. Гончаровым публикует большую работу «Основные черты послетретичной истории растительности Западного Памиро-Алая» (в двух номерах журнала «Советская ботаника» за 1935—1936 гг.). В этой работе, развивая представления С. И. Коржинского о реликтовом характере лесных ценозов горной Средней Азии, авторы анализируют и ряд оригинальных формаций травянистой растительности Средней Азии — переднеазиатские эфемерово-эфемероидные формации, лессовые «пустыни», пырейные «степи» и др. Для этих формаций авторы

полагали тесную связь развития с изменением природных условий и ландшафтов Средней Азии в плейстоцене. Одновременно П. Н.Овчинников публикует большую работу «Материалы к характеристике естественных кормов Таджикистана» (1936), в которой впервые дается классификация пастбищных угодий, обобщаются данные по продуктивности разных типов пастбищ и характеризуется питательная ценность значительного числа важнейших кормовых растений.

Авторитет П. Н. как систематика и геоботаника стремительно растет, и в 1936 г. ему по совокупности работ присуждается ученая степень кандидата биологических наук. Вслед за этим он публикует серию работ, впервые демонстрирующих оригинальные подходы П. Н. к классификации типов растительности Средней Азии и возросшее его мастерство в анализе и синтезе систематических, эколого-ценотических и географических данных для восстановления истории растительного покрова. Пожалуй, началом этих работ можно считать довольно большую рецензию на книжечку М. Г. Попова и Н. В. Андросова «Растительность заповедника Гуралаш и Зааминского лесничества» (1936), опубликованную в «Ботаническом журнале СССР» (1937). В этой рецензии резко критикуются взгляды С. И. Коржинского, М. Г. Попова и других ботаников на нелесную природу арчевников Средней Азии и подробно характеризуется эдификаторная роль древовидных можжевельников, образующих своеобразные, но лесные ценозы. Следующей работой в этом направлении является большая статья «К истории растительности юга Средней Азии» (1941). В этой работе П. Н., подробно характеризуя климатические особенности юга Средней Азии, относит эти территории к субтропической зоне, к вариантам «сухих субтропиков», особо подчеркивая при этом такой характерный признак растительности лессовых пустынь равнин и предгорий этой страны, как зимняя вегетация. Анализируя же оригинальный состав эдификаторов и характерных видов, образующих ценозы, которые одними авторами рассматривались как пустыни, а другими как эфемеровые или эфемероидные луга, а также эфемероидные степи (чему отдал дань и сам П. Н. в совместной работе с Н. Ф. Гончаровым), П. Н. убедительно обосновывает выделение этих сообществ в особый зональный тип растительности — полусаванны. Эта работа П. Н. Овчинникова надолго стала объектом критики, преимущественно формальной, в которой отрицалось, по-существу, лишь название нового типа растительности и доказывалась невозможность сближения этих фитоценозов с саваннами (чего автор и не говорил в своей статье). Более того, только невнимательное чтение ее и могло привести критиков к подобным выводам, ведь в этой же статье Овчинников убедительно показал, что совершенно иные, реликтовые ценозы, сложенные гигантскими злаками, общими с саванной Африки и Азии — *Erianthus ravennae*, *Saccharum spontaneum*, *Imperata cylindrica* — имеются в поймах крупных рек Средней Азии в сочетаниях с тугайными лесами (в дальнейшем П. Н. назвал эти ценозы реликтовыми саванноидами). Другое дело, что мало кто в те годы обратил внимание на более существенные ошибки автора — отнесение юга Средней Азии к субтропикам, а полусаванновых ценозов — к зональным типам (на деле это ценозы, связанные с высотной поясностью и предгорной полосой влияния гор на равнины). Но оригинальность типа растительности полусаванн этим не умаляется, и Овчинников был, конечно же, прав в этом. Надо сказать, что в этой работе впервые появляется и периодизация третично-четвертичного отрезка истории растительного мира Средней Азии, которую он будет развивать и отстаивать в дальнейшем.

В 1941 г. появилась еще одна небольшая работа П. Н. Овчинникова «*Sibbaldia tetrandra* Bunge и вопрос о происхождении криофильной растительности Средней Азии». В ней анализируется ряд типичных представителей высокогорной флоры Средней Азии, в первую очередь *Sibbaldia (Dryadanthe) tetranda*, но и виды рода *Christolea* и др., показывающих родственные связи с криофильными же типами Центральной Азии (на деле Нагорной Азии, т. е. Цинхая, Тибета вне плато Вэйцзяна). На основании экологического, фитоценотического и географического анализа их криофильная растительность Средней Азии также считается П. Н. особым типом растительности (не высокогорными пустынями, но и не тундрами, и не альпийскими

лугами). Этот тип П. Н. позднее назвал «пустошами» (что вряд ли было удачным). Именно эти работы уже вполне проявили оригинальные подходы П. Н. Овчинникова к классификации растительности, которые возникли не только в процессе его экспедиционных работ, охватывающих многие районы Памиро-Алая, но и в результате освоения идей А. А. Гроссгейма по классификации растительности Кавказа и Закавказья, первых публикаций последователей Гроссгейма в этом, в том числе ранних работ А. Л. Тахтаджяна, а также богатой мировой литературы, что очень отличало П. Н. от многих других отечественных геоботаников.

П. Н. Овчинников еще в юности хорошо овладел не только немецким, но и английским языком, Дарвина он читал в подлиннике. В подлиннике же он изучал в конце 1930-х годов и Ф. Клеменса, Г. Глиссона, Ж. Браун-Бланке и многих других зарубежных геоботаников, готовя свою докторскую диссертацию «Горные степи Средней Азии», наработками к которой и были публикации 1941 г. Незадолго до начала войны произошло еще одно событие, сыгравшее важную роль в жизни П. Н. Энергичная деятельность ботаников, составлявших коллектив ботанического сектора Таджикской базы (затем Филиала) АН СССР, который возглавлял Н. Ф. Гончаров (а курировал Б. А. Федченко), создание в Сталинабаде Ботанического сада, Гербария, Лесной станции, Варзобской горной ботанической станции с ее системой стационаров в разных зонах и поясах гор, начало издания «Флоры Таджикистана» подготовили почву для организации в Таджикистане академического Института ботаники. И в 1941 г. таковой, благодаря усилиям В. Л. Комарова, Президента АН СССР, и одновременно председателя Таджикского филиала АН СССР, был создан. А в ботаническом секторе Филиала тогда работали два наиболее видных ботаника — Н. Ф. Гончаров и П. Н. Овчинников. Совершенно очевидно, что сам В. Л. Комаров назначил директором вновь созданного Института именно П. Н. Овчинникова, а не Н. Ф. Гончарова (очень талантливого ботаника, ученика Б. А. Федченко, более зрелого и опытного, чем П. Н., но формально ботанического образования не получившего, пришедшего в ботанику из армии). П. Н. Овчинников же был учеником В. Л. Комарова и Н. А. Буша, автором совершенно комаровской по духу и букве обработки лютиков и их родства для «Флоры СССР», выполненной к тому же в короткий срок, и, наконец, автором ряда публикаций и отчетов по растительности Таджикистана, имевших явный практический вес (кормовая база животноводства!). Несомненно, Комаров знал и том, что П. Н. пишет докторскую диссертацию. Это и определило его выбор.

Но начавшаяся Великая Отечественная война быстро прервала деятельность П. Н. Овчинникова на посту директора Института. С начала войны П. Н. в рядах Красной Армии, и только в 1944 г. по ходатайству Президиума АН СССР (т. е. В. Л. Комарова) он был демобилизован. На фронте П. Н. стал коммунистом, что немало укрепило его общественный статус, с конца 1944 г. он вновь директор Института ботаники Таджикского филиала АН СССР. Но еще вплоть до 1950 г. он совмещает эту должность с работой в БИН АН СССР, прежде всего, в зимний период. В 1946 г. он завершает работу над докторской диссертацией, а затем готовит по ее материалам серию статей, опубликованных в период с 1947 по 1949 г. в «Сообщениях Таджикского филиала АН СССР».

11 октября 1947 г. докторская диссертация «Горные степи Средней Азии и их происхождение» была успешно защищена П. Н. Овчинниковым в БИН АН СССР. К сожалению, эта важная для понимания всей системы взглядов П. Н. на классификацию растительности Средней Азии и историю растительного покрова этой страны работа так и не была полностью опубликована. Конечно, большая часть теоретических положений этой работы появилась в серии уже упомянутых статей. Положения эти таковы: 1) высшие единицы классификации растительности — типы растительности, выделяющиеся по физиономическим, топологическим или экологическим признакам — абстрактны, не естественны, выделение их ведется произвольно, и объем типов растительности слишком широк. Глубокий систематический, географический и исторический анализ состава видов фитоценозов позволяет выделять типы

растительности более обоснованно и более точно. Высшие синтаксоны в этом понимании более узки, более цельны; 2) более узкое (и конкретное) понимание типов растительности по составу видов, слагающих фитоценозы, можно обосновать тем, что типы растительности являются отражением самостоятельных рядов конвергентного преобразования дивергирующих (по Дарвину) видов в соответствии с комплексом природной среды обитания в различных областях формирования флор (определенного и резко различного состава). Это конвергентное преобразование идет именно в условиях конкуренции в ценозах. Этот процесс П. Н. назвал флороценогенезом, поэтому и типы растительности в этом более конкретном понимании называются им флороценотипами; 3) поскольку процесс конвергентного преобразования видов в ценозах результат длительного времени развития в условиях изменяющейся среды и изменяющегося, хотя и медленно, состава флор, классификация высших синтаксонов в этом случае — это генетическая (историко-флористическая) классификация растительности, развивающая идеи, заложенные в работах В. Н. Сукачева, А. И. Лескова и др. (но и идеи и практические приемы классификаций М. Г. Попова, А. А. Гроссгейма, о чем П. Н. Овчинников в ранних работах упоминал лишь вскользь); 4) основными единицами классификации растительности, учитывая стремительную динамику фитоценозов в горах, П. Н. Овчинников принимал ассоциации, типы их сообитаний — тополого-сукцессионные ряды и варианты, группы ассоциаций (монотипные и гетеротипные), формации и серии формаций, которые в совокупности и образуют флороценотипы.

Уже в первых работах по классификации растительности Таджикистана П. Н. Овчинников выделил 6 флороценотипов древесно-кустарниковой растительности и 6 флороценотипов травянистой растительности (с рядом подтипов). Что же касается классификации горных степей, то для территории Евразии П. Н. принимал 3 варианта флороценотипа — настоящие, луговые и опустыненные степи, а для Средней Азии описывал 33 формации, объединенные в ряд серий (и групп) и 8 тополого-сукцессионных рядов группировок степей (на контакте с другими флороценотипами). П. Н. Овчинников считал, что степи развились на базе флористического комплекса Евразии в плейстоцене путем политопного автохтонного и одновременного преобразования из сходной основы на всей территории их распространения. Позднее я, принимая политопное и автохтонное (по преимуществу) происхождение степей, но развивая ряд положений И. М. Крашенинникова, попытался воплотить в классификации идею именно разновозрастного становления степей в разных регионах Евразии.

Сложность и «неодномерность» классификации степей у П. Н. Овчинникова вполне оправдана, поскольку различные синтаксоны ее отражают и статику, и динамику растительности. При этом, осознавая и теоретическую новизну своих взглядов, П. Н. неоднократно подчеркивает важность ее для целей практики, поскольку в организации всей системы использования высокооригинальной растительности гор Средней Азии, как кормовой базы горного животноводства, крайне важно разделять более детально именно высшие синтаксоны растительности. Эти идеи П. Н. отстаивал и умело «подавал» хозяйственникам всю свою жизнь.

В 1951 г. была организована Академия наук Таджикской ССР. П. Н. Овчинников вошел в состав этой Академии по назначению в качестве члена-корреспондента. Для этого ему пришлось оставить работу в БИН АН СССР и окончательно осесть в Таджикистане, сосредоточившись на работе в Институте ботаники и в Академии наук Таджикской ССР.

В работах 1950-х годов П. Н. Овчинников полностью оформляет учение о флороценотипах, как генетических типах растительности, привлекая к обоснованию их и разнообразные признаки состава и строения фитоценозов, экологии эдификаторов, различные, в том числе и палеоботанические, свидетельства истории растительного покрова.

Особенно важны для понимания идей П. Н. две его крупные работы, опубликованные в Таджикистане — «Основные направления видообразования в связи с происхождением типов растительности Средней Азии» (1955) и «О некоторых

направлениях в классификации растительности Средней Азии» (1957), а также расширенные тезисы доклада на Делегатском съезде ВБО (1957), вводная статья о ботанико-географических особенностях арчевников Таджикистана в большом томе трудов «Арчевые леса центральной части Туркестанского хребта» (1958). В это же время выходит замечательная «Карта растительности Средней Азии» (под редакцией Е. М. Лавренко и Л. Е. Родина), где были восприняты некоторые идеи П. Н. по классификации растительности, а сам Овчинников был автором той части карты, которая касалась Таджикистана (без Восточного Памира).

В самой крупной работе 1955 г., по построению весьма сложной, а в чем-то и противоречивой, П. Н. Овчинников, прежде всего, обращает внимание на сложность и оригинальность растительного мира Средней Азии. Основной причиной этой сложности он считает новейшее видообразование в связи с крупными изменениями физико-географической обстановки в недавнее время (в плейстоцене—голоцене). Именно в это время изначально исторически и экологически различные элементы флоры Средней Азии развивались в сходной среде и давали конвергентно сходные новые типы (одинаковые по признакам биоморф). С участием этих новых типов возникали и новейшие флороценотипы. В этом П. Н. следует и представлениям С. И. Коржинского о характере лесов Средней Азии, и И. М. Крашенинникова — о молодости степей. Но П. Н. Овчинников идет еще дальше. Даже формации, эдификаторы которых являются реликтовыми типами, он считает сформированными заново в недавнее время. Он отрицает и представления о древности пустынь в Средней Азии, о третичной аридности Средней Азии, и даже очевидные факты связей ксерофитных типов Средней Азии с типами флор, далеких от нее. Полемический «запал» в этой работе очень высок, он приводит П. Н., например, к совершенно необоснованной критике концепции полихронных флор А. Н. Криштофовича, к ряду суждений по периодизации развития растительности Средней Азии в палеоген-неогеновом отрезке ее истории, противоречащих всему строю идей, развиваемых в собственной работе. А между тем, основная ценность ее — в критике широкого понимания типов растительности, отождествления их с типами растительности прошлых периодов (огрубления длительной истории растительности), а также в развитии оригинальных концепций связей филоценогенеза и видообразования (филогенеза). П. Н. считает необходимым принять политопную и полицентрическую теорию видообразования и филоценогенеза (часто называя этот процесс флороценогенезом). Таким образом, П. Н. одним из первых осознает важность возрождающихся в это время гипотез автохтонного развития флор, развивавшихся А. Н. Красновым, И. К. Пачоским, и активно отстаивает эти идеи (наряду с Ан. А. Федоровым, А. И. Толмачевым). В работе 1957 г. он убедительно показывает неестественность принимавшегося тогда практически всеми типа «нагорно-ксерофитной растительности» (и дополнительные доказательства тому были позднее даны и в статье по арчевникам) и вновь разбирает различия между типами полусаванн и степей, а также дает новое определение саванноидов (ранее называвшихся им реликтовыми саваннами).

Важным научным достижением П. Н. Овчинникова в эти годы было и возобновление издания «Флоры Таджикской ССР». Первый том ее, вышедший в 1957 г., частью был основан на обработках, выполненных еще до войны для тома «Злаки», который должен был быть вторым за томом «Флоры Таджикистана (Бобовые)» под редакцией В. Л. Комарова (1937). Но эти обработки были полностью переработаны, и сама «Флора Таджикской ССР» стала иной. Она продолжила «Флору Таджикистана» по части подробной экологической, фитоценотической и географической характеристике видов, а также оригинальных характеристик хозяйственной ценности видов. Таксономический аппарат нового издания стал более точным и подробным, описания видов готовились по оригинальным материалам. Самостоятельную ценность играли и вводные главы, особенно «Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана», где была дана измененная система типов растительности Таджикистана (флороценотипов), уточненная П. Н. система типов поясности растительности (ее для «Флоры Таджикистана» разработал Н. Ф. Гончаров), и, наконец, измененное

районирование территории Таджикистана по данным растительного покрова. Возобновление издания «Флоры» стало возможным потому, что Институт ботаники АН Таджикской ССР вырос, окреп, в нем появились молодые флористы, ученики П. Н. Овчинникова.

К концу 1950-х—началу 1960-х годов Институт ботаники стал одним из важнейших подразделений АН Таджикской ССР, решавшим разнообразные теоретические и практические задачи. В нем велись продолжительные экспедиционные работы и стационарные исследования на уникальном профиле от севера Таджикистана (Туркестанский хребет) до крайнего юга (Тигровая балка на Пяндже). В составе Института была многопрофильная Варзобская горная ботаническая станция и ряд других подразделений, где фундаментальные исследования сочетались с прикладными работами в области лесоведения и лесного хозяйства, горного садоводства, физиологии и биохимии культурных растений. Исполненная энтузиазма, познавшая романтику экспедиций в горах, многонациональная молодежь составляла основу Института. Преобладали непосредственные ученики П. Н. Овчинникова, закончившие организованный в 1950-е годы Таджикский ун-т, где П. Н. читал важнейшие спецкурсы — «Систематика высших растений», «Геоботаника», «Растительность Средней Азии», руководил курсовыми и дипломными работами, или прошедшие аспирантуру АН Тадж. ССР под его руководством. После участия в экспедициях Института или практики на стационарах в Институте оседали и молодые ботаники из Ленинграда, Москвы, Киева, Казани, Перми, Томска, Самарканда.

Несомненно, что в немалой степени Институт был привлекателен именно благодаря личности его директора. П. Н. Овчинников обладал даром вникать в самые сложные проблемы разных направлений биологии, даже если он никогда не занимался этим специально. Он не просто слушал молодых ботаников, но выспрашивал их до конца, проверял на них свои идеи (в том числе только что пришедшие в голову), нередко увлекал их на исследования совершенно в другом, нетрадиционном, направлении поиска. Развивая Институт как комплексное научное учреждение широкого профиля, охватывающее большинство отраслей ботаники, П. Н., однако, стремился к тому, чтобы разные специалисты, работающие в Институте, понимали его идеи, использовали их в своих трудах, подтверждали их своими материалами. Он был увлекательным (но и увлекающимся) рассказчиком, прирожденным полемистом, причем как в многолюдных собраниях и заседаниях, которые в результате превращались в творческий семинар, так и в беседе с единственным слушателем. Он лично редактировал почти все статьи сотрудников Института (печатавшиеся в изданиях АН Таджикской ССР) и большую часть монографий, причем вкладывал в редакционную работу все свои знания, а нередко становился, по сути дела, их соавтором (реально же это соавторство обозначалось только в систематических и флористических работах).

Под руководством П. Н. Овчинникова Институт ботаники АН Таджикской ССР в 60-е годы превратился в первоклассное научное учреждение, ведущее исследования по различным направлениям ботанической науки, тесно связанное с практическими задачами народного хозяйства Республики. В недрах Института сформировались, а затем и вычленились как самостоятельные научные учреждения — Институт физиологии и биофизики растений, Отдел генетики хлопчатника, Лесная опытная станция, Памирский биологический ин-т. Но Институт продолжал быть комплексным. Усилиями П. Н. Овчинникова, привлекавшего для консультаций, для руководства молодыми специалистами видных ученых из ведущих ботанических центров, в Институте окрепли ячейки специалистов по споровым растениям (Я. И. Корбонская, В. В. Мельникова, У. К. Маматкулов, Л. З. Плотникова, Х. Хисориев и др.), анатомов, цитологов, кариосистематиков (А. А. Ашуров, Е. П. Жоголева, Р. Б. Абдушукурова, С. Б. Астанова), ресурсоведов (И. Г. Чукавин, А. А. Мадаминов и др.), экофизиологов (К. П. Рахманина, Ю. И. Молотковский). Их учили В. Ф. Купревич, М. М. Голлербах, М. И. Савченко, А. А. Прокофьева-Бельговская, В. В. Никитин, О. В. Заленский, Ф. Куперман и др. Специалистов бриологов и лихенологов готовили в Киеве А. С. Лазаренко и А. Н. Окснер. Постоянно приезжали в Институт И. Т. Васильченко, А. А. Прокофьев.

В 1966 г. Институт ботаники объединил в себе Ботанические сады в Душанбе и Ленинабаде (а Памирский Биологический институт — ботанический сад в Хороге). Обоснование этого объединения было дано в статье П. Н. Овчинникова (1966), где высказаны многие верные (и заветные) мысли П. Н. о необходимости включения в практику всех ботанических исследований и интродукционного эксперимента, об общности целей исследований классической ботаники и интродукции растений, их общих задачах в деле охраны растительного мира. Практикой деятельности ботанических садов СССР по объективным и субъективным причинам эти мысли и действия П. Н. поддержаны не были, но ныне мы видим их подтверждение в том, что наиболее быстро развивающиеся ботанические сады в системе Академии наук уже превратились в комплексные ботанические институты.

Но во все годы деятельности П. Н. Овчинникова на посту директора Института ботаники ведущими отделами Института были те, направление которых он определял лично. Это отделы Флоры и Систематики растений и Геоботаники. Главным делом отдела Флоры стала подготовка «Флоры Таджикской ССР». Второй том ее (1963) частично был написан до войны, и рукописи по осокам В. И. Кречетовича, по лилейным А. И. Введенского и орхидным Ю. С. Григорьева было необходимо переработать по обширным, вновь накопленным материалам. Переработка, выполненная П. Н. Овчинниковым с учениками и А. И. Введенским (частью вместе с И. Ф. Шибковой, пересмотревшей все новые материалы), заняла несколько лет. П. Н., вместе с А. П. Чукавиной, переработал рукопись по осоковым и дополнил рукописи по ситниковым и орхидным. Третий том (1968) был полностью подготовлен П. Н. с учениками, за исключением рукописи по сем. *Salicaceae*, вчерне подготовленной П. П. Поляковым. Сам П. Н. обработал в этом томе (вместе с учениками) семейства *Betulaceae*, *Chenopodiaceae* (частично) и *Caryophyllaceae* (большую часть). Особенно оригинальной была обработка рода *Silene*. Четвертый том «Флоры» (1975) был более чем наполовину написан П. Н. (частью — совместно с учениками). Это обработки сем. *Ranunculaceae* и части родов *Rosaceae* (в том числе *Potentilla* и *Alchemilla*). Пятый том (1978) включил обработки П. Н. по ряду родов *Leguminosae*, а также описание (совместно с С. Ю. Юнусовым) нового рода из сем. *Cruciferae*. Следующий шестой том (1981) был последним, над которым работал П. Н., но увидеть его ему не довелось.

«Флора Таджикской ССР» в 10 томах, законченная изданием в 1991 г., стала лучшей республиканской флорой на территории СССР. Это образцовое критико-систематическое описание богатейшей флоры сосудистых растений юга Средней Азии. По детальной экологической и географической характеристике видов, по самой точной характеристике ценотической приуроченности видов (чего нет ни в одной другой флоре), характеристикам ресурсного значения важнейших видов, детальной библиографии по каждому тому эта флора не имела (и вряд ли будет иметь) аналогов не только в бывшем СССР, но и в мире. Ее отличает и редкое для многотомных сводок единство подхода к виду—расе на протяжении всего издания. Даже если бы П. Н. Овчинников ничего иного не совершил в последние годы жизни, доведенная им до половины издания «Флора Таджикской ССР» — замечательный памятник деятельности этого выдающегося ботаника. Ближайшими помощниками его В. И. Запрягаевой, А. П. Чукавиной, М. Р. Расуловой, Т. Ф. Кочкаревой, И. Г. Кнорринг она была завершена строго по плану П. Н. Овчинникова. Многих из них уже нет, а судьба созданной П. Н. школы флористов и систематиков печальна, поскольку работать по специальности им больше не пришлось ни в Таджикистане, ни в России.

Но в конце 1960-х и 1970-х годах П. Н. Овчинникову удалось много сделать и как геоботанику. В 1968 г. увидели свет детальные карты растительности и кормовых угодий Таджикистана (1 : 1 500 000, оригиналы обобщаемых карт были выполнены в масштабах 1 : 100 000—1 : 200 000). П. Н.подготовил их вместе с К. В. Станюковичем и Г. Т. Сидоренко. В начале 1970-х годов П. Н. Овчинников публикует работы, где обсуждается положение Таджикистана в системе ботанико-географического районирования Голарктики. Это небольшая статья «Ботанико-геграфическое положе-

ние Таджикистана» (1970) и часть раздела в коллективной монографии «Флора и растительность ущелья реки Варзоб» (1971). Таджикистан в них включается в Область Древнего Средиземья по М. Г. Попову, но в более узких границах, без Центральной Азии, к которой П. Н. относит и Восточный Памир. Основывается П. Н. при этом на составе флороценотипов (не вполне учитывая их разнообразие в Центральной Азии). Оригинальный ум П. Н. Овчинникова проявляется в этих работах в схеме разделения Области Древнего Средиземья на зональной основе. Используя идеи М. Г. Попова и Х. Мойзеля о примате зональных различий над секторными, П. Н. выделяет 4 полосы в растительном покрове Древнего Средиземья — две субтропических, центральную и пребореальную. В меридианальном створе (неточно «отношении»), захватывающем Таджикистан, Туркестанская горная подобласть делится на Северо-Туркестанскую и Южно-Туркестанскую провинцию, а южнее ее располагается Гималайская подобласть Древнего Средиземья. Эти построения, конечно, совершенно эскизны, предварительны и весьма спорны. В них П. Н. продолжает считать, в частности, что на территории Таджикистана есть округ Северо-Субтропической полосы Древнего Средиземья. Сама же идея очень своевременна. В упомянутой выше коллективной монографии П. Н. Овчинников особенно полно развивает свои идеи по истории растительного покрова Средней Азии. Здесь он использует оригинальные данные, полученные под его руководством группой палинологов, работавших в Институте (М. М. Пахомов, Л. Л. Байгузина, Л. С. Рябкова), и палеоботаником М. С. Лазаревой. Эти данные для верхнего плиоцена свидетельствовали о развитии в плиоцене в Дарвазе сложного комплекса лесных типов, где широколиственные породы сочетались как с более ксерофильно-лесными типами, так и с рядом хвойных (определенных по пыльце). Эти факты П. Н. расценивал как доказательства зонального отступления к югу тургайской флоры (которая, таким образом, существовала здесь до рубежа плейстоцена). Это положение очень спорно. Ведь для неогена Средней Азии (и ранее всего, в Казахстане) П. Н. предполагает становление и широкое распространение «палеошибляков». Но всего важнее то, что в этой работе он впервые признает реликтовый характер чернолесья и шибляков, хотя пустыни (и даже в Средней Азии) считает новейшими.

Вновь и вновь П. Н. Овчинников обращается к теории флороценотипов. В двух работах, опубликованных и на английском языке (1972, 1973), он с учениками впервые характеризует продукционные параметры разных флороценотипов. Еще более важная работа была опубликована в 1977 г. Это сводка «Пастбища и сенокосы Таджикистана». В работе под руководством П. Н. Овчинникова участвовали К. В. Станюкович, Г. Т. Сидоренко, Н. Г. Калеткина. и др. В ней были использованы огромные блоки описаний, начиная с 1930-х годов, в том числе материалы, представленные О. Е. Агаханянцем, В. И. Запрягаевой, В. А. Никитиным, И. Г. Чукавиным, Т. Г. Стрижовой, А. Г. Чукавиной, З. Курбанбековым, М. Назаровым, Н. Сафаровым и др. Все типы кормовых угодий Таджикистана детально описаны в сводке по системе, соответствующей классификации растительности П. Н. Овчинникова, они характеризуются обобщенными данными по продуктивности, составу кормовых растений, их питательной ценности. Глубоко символично, что последняя работа П. Н. была посвящена характеристике кормовых угодий Таджикистана, ведь и первая его крупная публикация собственно по Таджикистану была характеристикой естественных кормов. Глубокий, оригинальный теоретик, он как никто иной понимал, что развитие геоботаники возможно лишь при востребованности ее практических результатов.

Более 20 лет жизни П. Н. Овчинников совмещал интенсивную научную работу и руководство Институтом с активнейшей деятельностью по строительству Академии наук Таджикистана. На первых выборах в эту Академию он стал ее действительным членом, академиком АН Тадж. ССР (1957) и одновременно академиком-секретарем Отделения естественных наук АН Таджикской ССР (затем Отделения биологических и сельскохозяйственных наук). В это Отделение вошли и деятели сельскохозяйственной науки, и медики. П. Н. Овчинников был председателем объединенного Ученого совета этого Отделения и главным редактором «Известий АН Тадж. ССР. Серия

естественных наук». В 1963 г.он был избран депутатом Верховного Совета Таджикской ССР. К общественной работе он относился предельно ответственно, встречался с практиками сельского хозяйства — агрономами, животноводами, часто посещал свой избирательный округ, немало выступал со статьями в республиканских газетах (и партийных журналах). Авторитет П. Н. в Таджикистане был очень велик, а в Академии наук, по существу, непререкаем. Именно он выбирал наиболее талантливых и энергичных ученых — таджиков, узбеков, памирских таджиков для работы в Академии. Так пришли туда зоологи М. Н. Нарзикулов, И. Абдусалямов, физиолог растений Ю. С. Насыров, экофизиолог Х. Х. Каримов, агроном Х. Юсуфбеков, животновод-селекционер Г. Алиев и др. П. Н. широко привлекал к совместной работе с учеными крупных практиков сельского хозяйства (директоров совхозов, агрономов, зоотехников), лесничих. Наиболее талантливых из них он опекал, находил для них руководителей научных тем, привлекал в аспирантуру Академии или в институты. Все эти стороны деятельности П. Н. Овчинникова, разумеется, были хорошо известны и руководству республики. В 1969 г. за заслуги в развитии науки в Таджикистане П. Н. было присвоено почетное звание Героя Социалистического Труда, а руководимый им Институт был награжден орденом Трудового Красного Знамени. Когда в Таджикистане были введены почетные республиканские звания, П. Н. в числе первых стал заслуженным деятелем науки Таджикской ССР. Он был награжден рядом орденов и медалей. Пожалуй, никто из самых видных русских ученых-ботаников, работавших в Средней Азии и Казахстане, не был при жизни удостоен таких почестей, как П. Н. Овчинников. Почтительное отношение к учителям, уважение к знаниям — общая черта коренного населения всей Средней Азии, но, видимо, было что-то в деятельности П. Н. особое, чего не было у других ученых. Это, по-моему, была его страстная общественная и научно-организационная работа, увлеченность работой с людьми. И еще, он любил Таджикистан, его буйную, возвышающую душу, природу, его народ, своим трудом преобразующий для жизни самые суровые и крутые горы. Ю. И. Молотковский вспоминал, что однажды П. Н. воскликнул: «Как я люблю эту вздыбленную землю!» Он отдал лучшие годы жизни Таджикистану, но и Таджикистан платил ему любовью. И я думаю, что и в последний год тяжелой болезни он был счастлив. 21 XII 1979 П. Н. Овчинников скончался и был похоронен в Душанбе.

П. Н. Овчинников, прежде всего, был выдающимся геоботаником. Его учение о флороценотипах — замечательный вклад в теорию филоценогенеза. Это учение в той или иной степени восприняли все выдающиеся геоботаники старшего поколения, работающие в степях и в горах Средней Азии — Е. М. Лавренко, Е. П. Коровин, Н. И. Рубцов, К. В. Станюкович и др. Его развивали и ученики, и последователи П. Н., непосредственно работавшие с ним, в том числе О. Е. Агаханянц, и автор этих строк, и др. Совершенно очевидно влияние его идей на ряд крупных ученых, непосредственно с П. Н. не общавшихся (Г. М. Зозулин, Д. И. Сакало и др.). Его работы по истории растительного мира Средней Азии, вызвавшие немало споров при жизни П. Н., и до сих пор актуальны именно в силу оригинальных построений, они будят мысль, их полемический задор воспитывает самостоятельность суждений у заинтересованного читателя. Более того, следует сказать и том, что классификационные идеи Овчинникова — это мост между отечественными школами классификации и рядом зарубежных геоботанических школ (прежде всего, франко-швейцарской).

П. Н. Овчинников был крупным систематиком, особенно много поработавшим в систематике лютиковых, но и оригинально подходившим к системам многих других сложных групп. Одних новых видов растений он описал более 100. Создал он и образцовую «Флору Таджикистана», основу для работ любого ботаника в Таджикистане. К сожалению, в годы распада СССР и новой гражданской войны в Таджикистане Институт ботаники, созданный П. Н. Овчинниковым, перестал существовать, коллектив его распался. Лишь в Таджикском ун-те, пожалуй, еще сохраняется возможность учить ботаников по трудам П. Н. и в духе его идей. Возможно, что найдутся и научные «внуки» П. Н. Овчинникова среди молодых таджикских ботаников, которые восстановят и в Институте высокую духовную атмосферу, которой и был славен Институт при П. Н. Овчинникове.

Еще больше надежды на то, что научные идеи П. Н. Овчинникова будут развиваться и в России, и именно российские ботаники надолго сохранят память об этом выдающемся ботанике и общественном деятеле огромного многонационального государства, преемником которого стала его и наша Родина Россия.

Важнейшие труды П. Н. Овчинникова по теории филоценогенеза и классификации растительности, по истории растительного покрова Средней Азии

1935. Основные черты послетретичной истории растительности Западного Памиро-Алая // Советская ботаника. № 6. С. 45—67.

1936. Там же. № 1. С. 40—51. (Совместно с Н. Ф. Гончаровым).

1940. К истории растительности юга Средней Азии // Советская ботаника. № 3. С. 23—48.

1941. *Sibbaldia tetrandra* Bge и вопрос о происхождении криофильной растительности Средней Азии // Советская ботаника. № 1—2. С. 145—152.

1942. Об истории растительности юга Средней Азии в связи с развитием ландшафтов в четвертичное время (содержание доклада на конференции по палеогеографии четвертичного периода) // Бот. журн. Т. 27. № 6. С. 153—154.

1947. О принципах классификации растительности // Сообщения Тадж. ФАН. Вып. 2. С. 18—23.

Горные степи Средней Азии и их происхождение (диссертация на соискание учен. степ. доктора биол. наук). Л. 760 с. (Библиотека БИН РАН).

1948. О главнейших типах древесной растительности Таджикистана // Сообщения Тадж. ФАН. Вып. 6. С. 27—29.

О построении фитоценологической классификации древесной растительности Таджикистана // Сообщения Тадж. ФАН. Вып. 7. С. 12—13.

О типологическом расчленении травянистой растительности Таджикистана // Сообщения Тадж. ФАН. Вып. 10. С. 27—30.

1949. Основные моменты происхождения горных степей // Сообщения Тадж. ФАН. Вып. 3. С. 18—20.

1955. Основные направления видообразования в связи с происхождением типов растительности Средней Азии // Сб. матер. юбил. сессии АН Тадж. ССР, посвящ. 25-летию республики. Душанбе. С. 107—140.

1957. Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана // Флора Таджикской ССР. Л. (Душанбе). Т. 1. С. 9—20.

О некоторых направлениях в классификации растительности Средней Азии // Изв. Отд. естеств. наук АН Тадж. ССР. Вып. 18. С. 49—65.

Флороценотипы и их значение для классификации растительности Средней Азии // Тез. докл. Делегатск. съезда ВБО. Вып. 7. С. 28—34.

1958. О некоторых ботанико-географических особенностях арчовников Таджикистана // Арчовые леса центр. части Туркестанского хребта (Тр. АН Тадж. ССР. Т. 73). Душанбе. С. 11—27.

1961. Основные итоги стационарного изучения растительности Таджикистана // Тез. докл. III (Душанбинского) Совещ. по пробл. биокомплексов аридной зоны ССР. Душанбе. Вып. 2. С. 3—9. (Совместно с Ю. С. Насыровым, Г. Т. Сидоренко, Л. Г. Брегетовой).

1962. Новые материалы по неогеновой флоре Памиро-Алая (предварительные данные) // Изв. Отд. естеств. наук АН Тадж. ССР. Вып. 2 (9). С. 34—38. (Совместно с М. С. Лазаревой).

1966. Единство ботанической науки и проблема ботанических садов // Бот. журн. Т. 51. № 10. С. 1373—1390.

1967. О дзелькве (*Zelkova* Spach) и хмелеграбе (*Ostrya* (Michx.) Scop.) из плиоцена Дарваза // Докл. АН Тадж. ССР. Т. 10. Вып. 12. С. 50—52. (Совместно с М. С. Лазаревой).

1968. Растительность (очерк) // Атлас Таджикской ССР. Душанбе—М.: Изд-во ГУКТ. С. 101—105. (Совместно с Г. Т. Сидоренко и К. В. Станюковичем).

1970. Ботанико-географическое положение Таджикистана // Докл. АН Тадж. ССР. Т. 13. № 4. С. 53—57.

1971. Ущелье р. Варзоб как один из участков ботанико-географической Области Древнего Средиземья // Флора и растительность ущелья р. Варзоб. Л.: Наука. С. 396—447.

1972. Phytomass productivity in Pamirs-Alay mountains as related to its distribution according to vegetation types and zones // Ecophysiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. Leningrad, Nauka. P. 137—142. (With G. Sidorenko et all).

1973. Растительность Памиро-Алая. — Vegetation of Pamirs-Alay. Душанбе, Дониш. 49 с. (на русск. и англ. яз.). (Совместно с Г. Т. Сидоренко и Н. Г. Калеткиной).

1977. Пастбища и сенокосы Таджикистана. Душанбе, Дониш. 353 с. (Совместно с Г. Т. Сидоренко и др.).

К палинологической характеристике верхнеплиоценовых отложений бассейна р. Курук-сай (Южный Таджикистан) // Докл. АН Тадж. ССР. Т. 20. Вып. 8. С. 64—65. (Совместно с М. М. Пахомовым).

1979. Ископаемая палинофлора плиоценового разреза Хирякдара (Дарваз) // Докл. АН Тадж. ССР. Т. 22. Вып. 8. С. 503—506. (Совместно с Л. Л. Байгузиной).

Важнейшие работы П. Н. Овчинникова по систематике растений

1933. Материалы к познанию мятликов Таджикистана // Изв. Тадж. Базы АН СССР. Т. 1. Вып. 1. С. 7—25.

1934. Роды Тимофеевка, Лисохвост, Ежа // Флора СССР. Т. 2. С. 127—159; 361—362.

1937. Роды Оксиграфис, Лютик, Ползунок, Рогоглавник, Траутфеттерия // Флора СССР. Т. 7. С. 324—335, 351—510.

1940. *Buschia* — новый род из семейства лютиковых (*Ranunculàceae*) // Бот. журн. СССР. Т. 25. № 4—5. С. 334—340.

1953. Роды *Batrachium* S. F. Gray, *Halerpestes* Greene, *Ranunculus* L. // Флора Узбекистана. Т. 2. С. 473—502.

1957—1981. Флора Таджикской ССР. Т. 1—6. М.-Л.: Изд. АН СССР, Л.: Наука.

1967. Новый род из семейства гвоздичных Памиро-Алая — Кугитангия (*Kuhitangia* Ovcz. gen. nov.) // Докл. АН Тадж. ССР. Т. 10. № 7. С. 50—52.

1974. Новый род и вид семейства Бурачниковых // Докл. АН Тадж. ССР. Т. 17. № 9. С. 63—66. (Совместно с А. П. Чукавиной).

1977. *Myrtama* Ovcz. et Kinz. gen. nov. // Докл. АН Тадж. ССР. 1977. Т. 20. № 7. С. 54—58.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 5)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

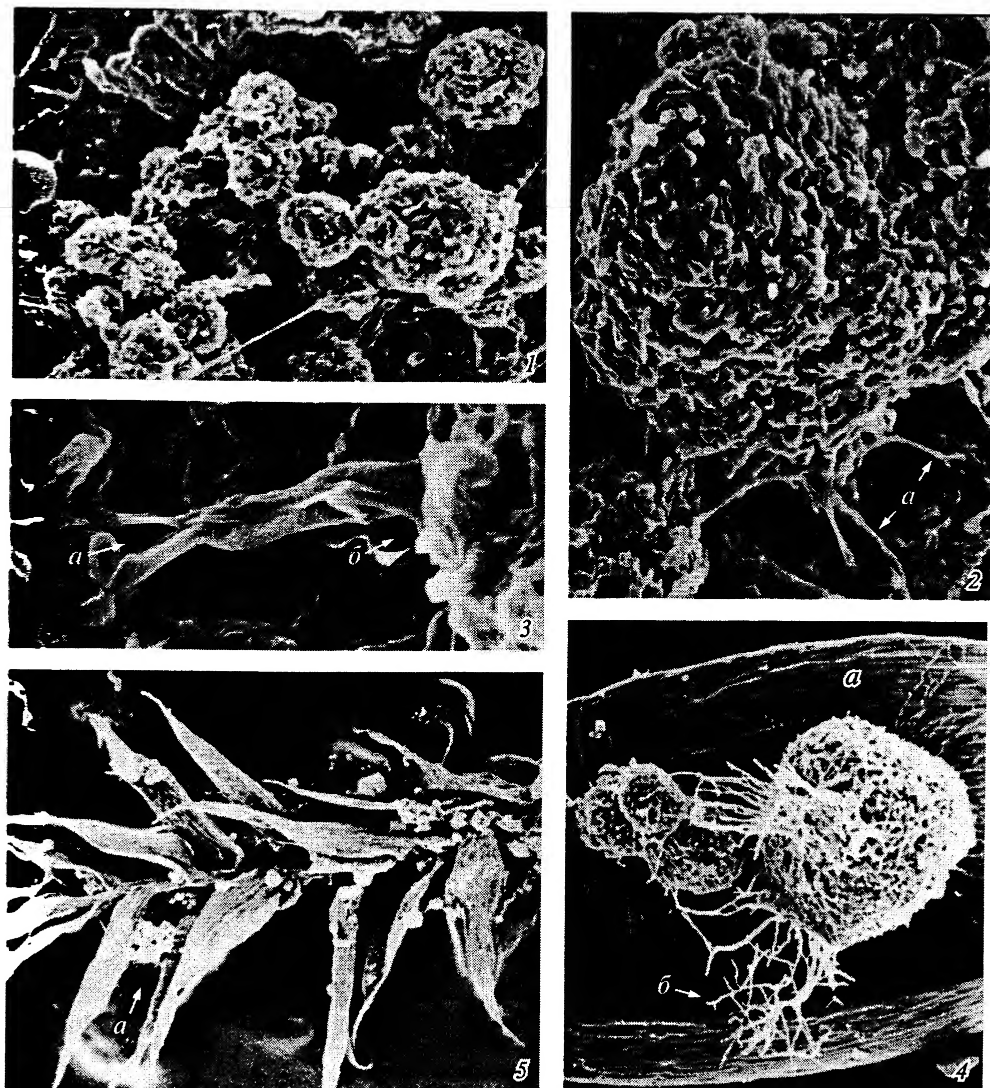
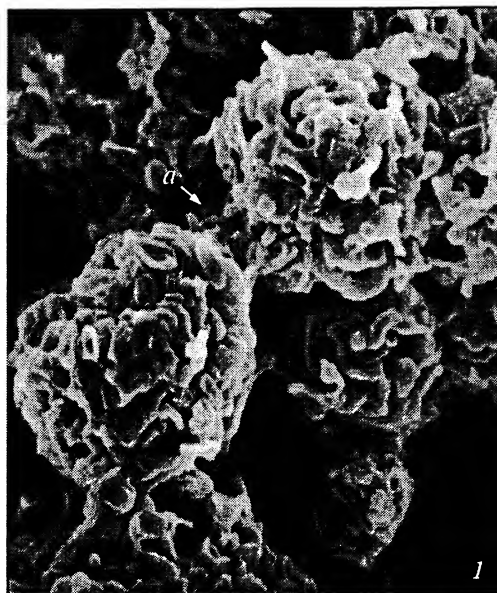
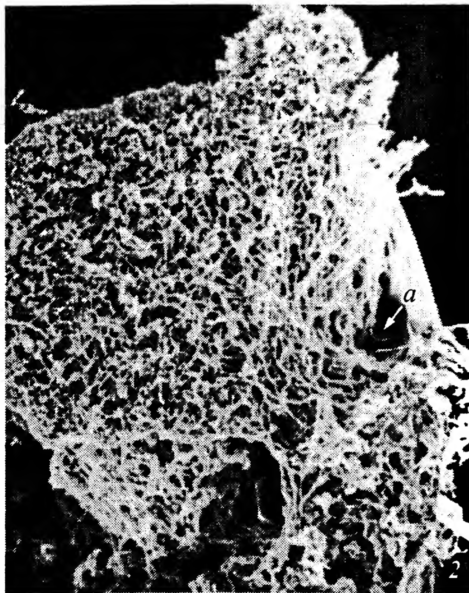


Таблица I. Развитие чешуек первичного слоевища *Cladonia coniocraea* из соредий в природных условиях.

1 — группа соредий на коре сосны; *2* — прикрепление соредии к коре сосны: *а* — гифы микобионта, идущие по направлению к субстрату; *3* — гифы микобионта, идущие от соредии в сторону субстрата: *а* — расхождение и утончение гиф вблизи субстрата, *б* — место выхода гиф из соредии; *4* — образование субстратных и воздушных гиф соредиями на листочке мха *Hypnum palescens*: *а* — субстратные гифы, *б* — воздушные гифы, *5* — соредии на побеге мха *Polytrichum piliferum*: *а* — группа соредий, удерживаемая воздушными прикрепительными гифами между листочками мха. Увеличение: *1* — ×500; *2* — ×1000; *3* — ×2500; *4* — ×250; *5* — ×38.





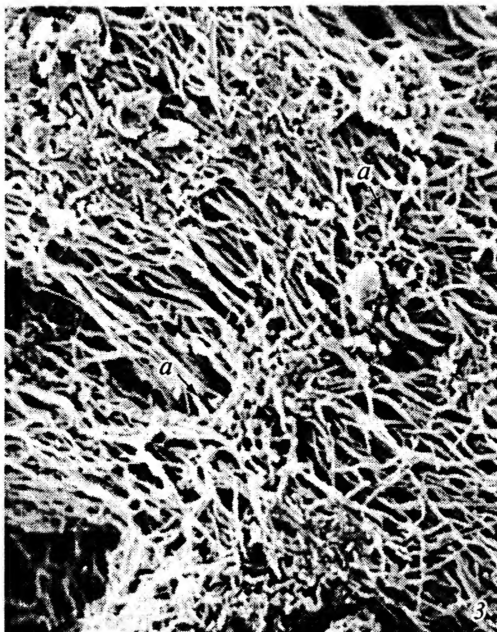
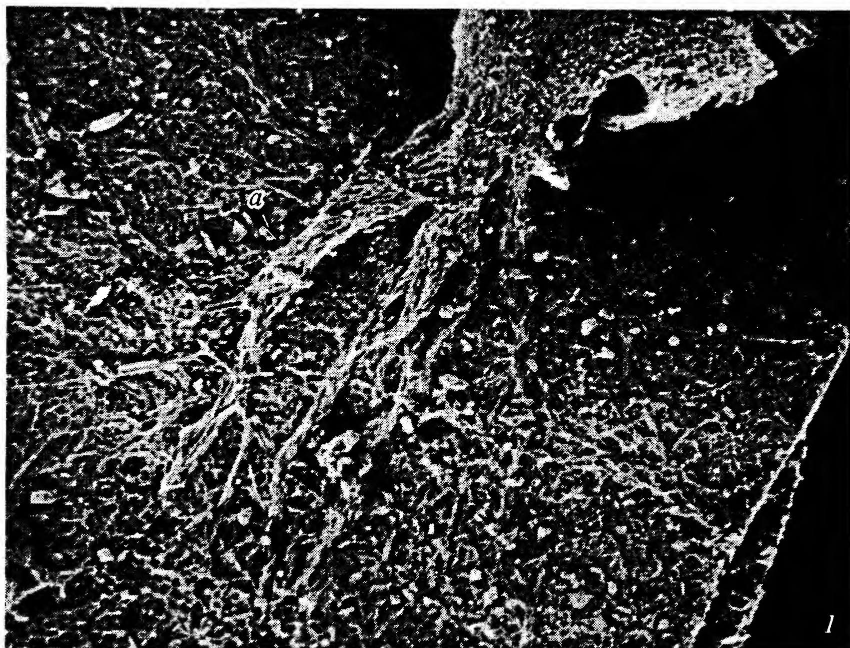


Таблица II.

1 — срастание отдельно расположенных соредий: *а* — место срастания соредий; *2* — чешуйка первичного слоевища лишайника на коре сосны: *а* — рыхлое сплетение гиф, из которых в дальнейшем формируется базальная часть чешуйки; *3* — место прикрепления чешуйки первичного слоевища лишайника к коре сосны: *а* — образование гифового валика в месте соприкосновения чешуйки с субстратом; *4* — участок гифового валика: *а* — срастание гиф «валика» и образование тканеподобных структур, *б* — гифы базальной части чешуйки, не соприкасающиеся с субстратом. Увеличение: *1* — ×1500; *2* — ×150; *3* — ×250; *4* — ×1000.



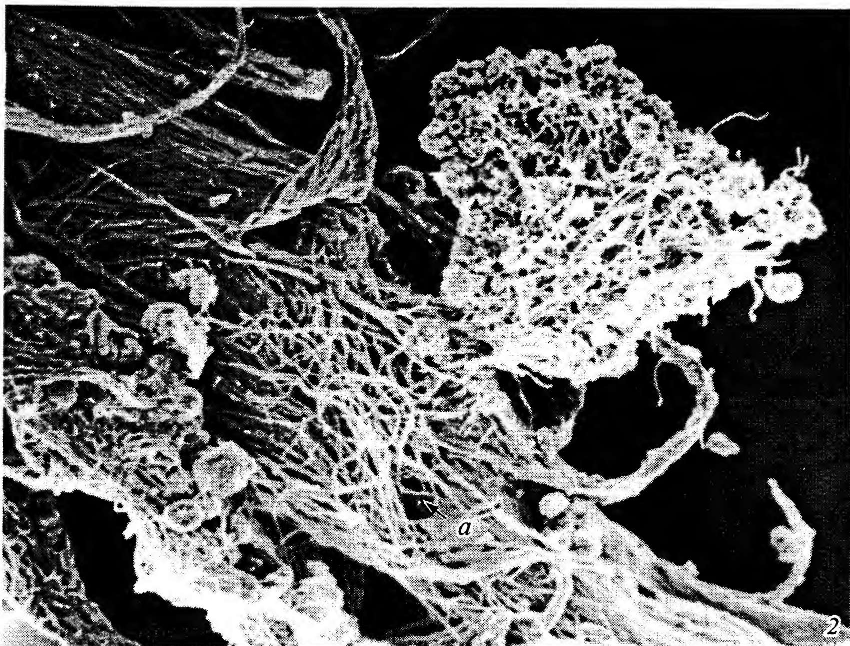


Таблица III.

1 — развитие у чешуйки ризоидов (*а*) на коре сосны; *2* — прикрепление чешуйки к побегу мха *Hypnum palescens*: *а* — ризоидальный войлочек, формирующийся из прикрепительных гиф. Увеличение: *1* — ×30; *2* — ×150.

Таблица I. Семена *Dactylorhiza maculata* перед посевом.

1 — щуплые; *2, 3* — нормального размера без зародыша; *4, 5* — нормального размера с зародышем; *6* — средняя часть семени нормального размера без зародыша; *7, 8* — средняя часть семени нормального размера с мелким зародышем; *9, 10* — фрагмент семени с зародышем средних (*9*) и крупных (*10*) размеров. *б г* — белковые глобулы. Масштабная линейка: *1—5* — 36 мкм; *6—10* — 10 мкм.

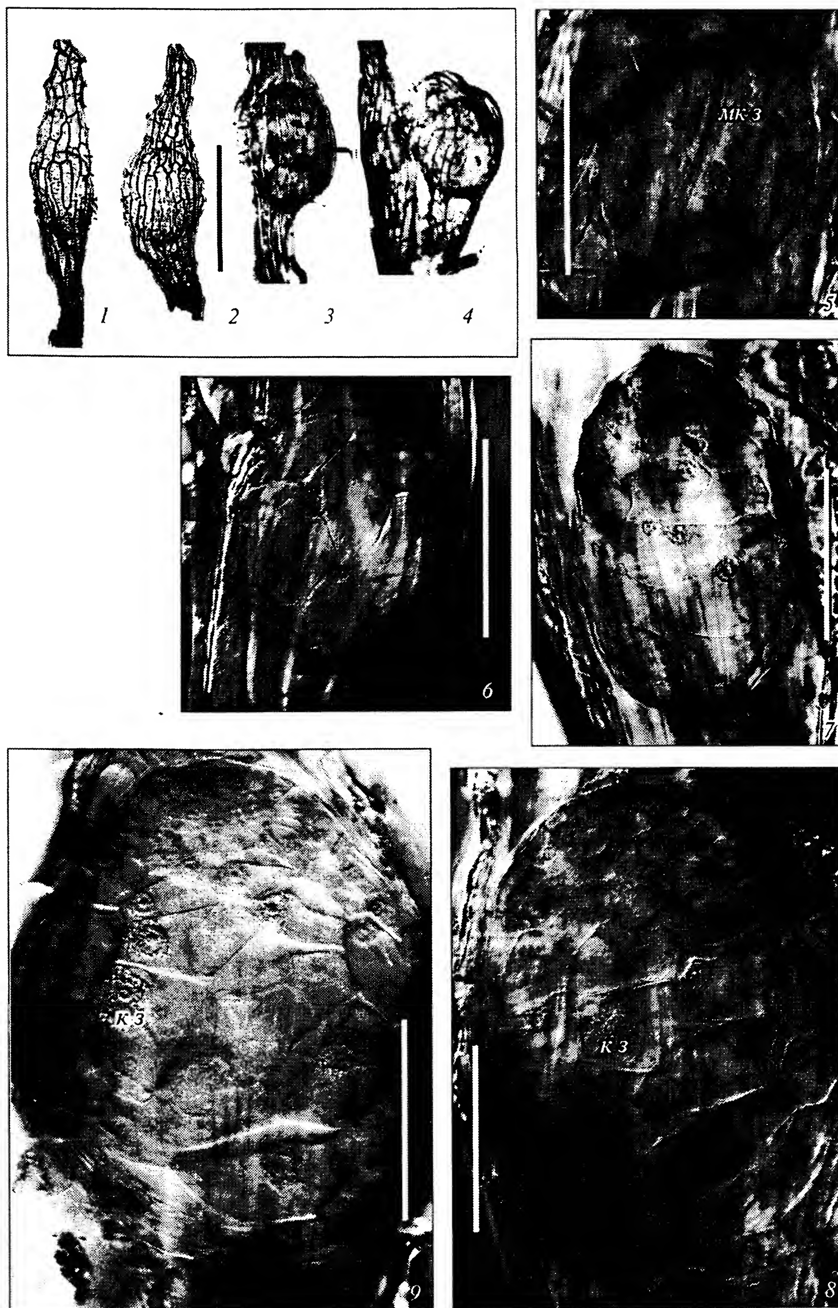


Таблица II. Семена *Dactylorhiza maculata* в процессе прорастания.

1, 2 — набухшие; *3, 4* — проросшие; *5* — фрагмент набухшего семени, содержащего мелкий зародыш, в апикальной части видна мелкоклеточная зона; *6* — фрагмент набухшего семени с мелким зародышем, мелкоклеточная зона отсутствует, *7* — фрагмент набухшего семени с зародышем среднего размера; *8, 9* — семена на стадии разрыва семенной оболочки: начало формирования протокормов, в апикальной части видна мелкоклеточная зона, в клетках базальной части обнаруживаются крахмальные зерна вокруг ядер. *к з* — крахмальные зерна, *мк з* — мелкоклеточная зона. Масштабная линейка: *1—4* — 36 мкм; *5—9* — 10 мкм.

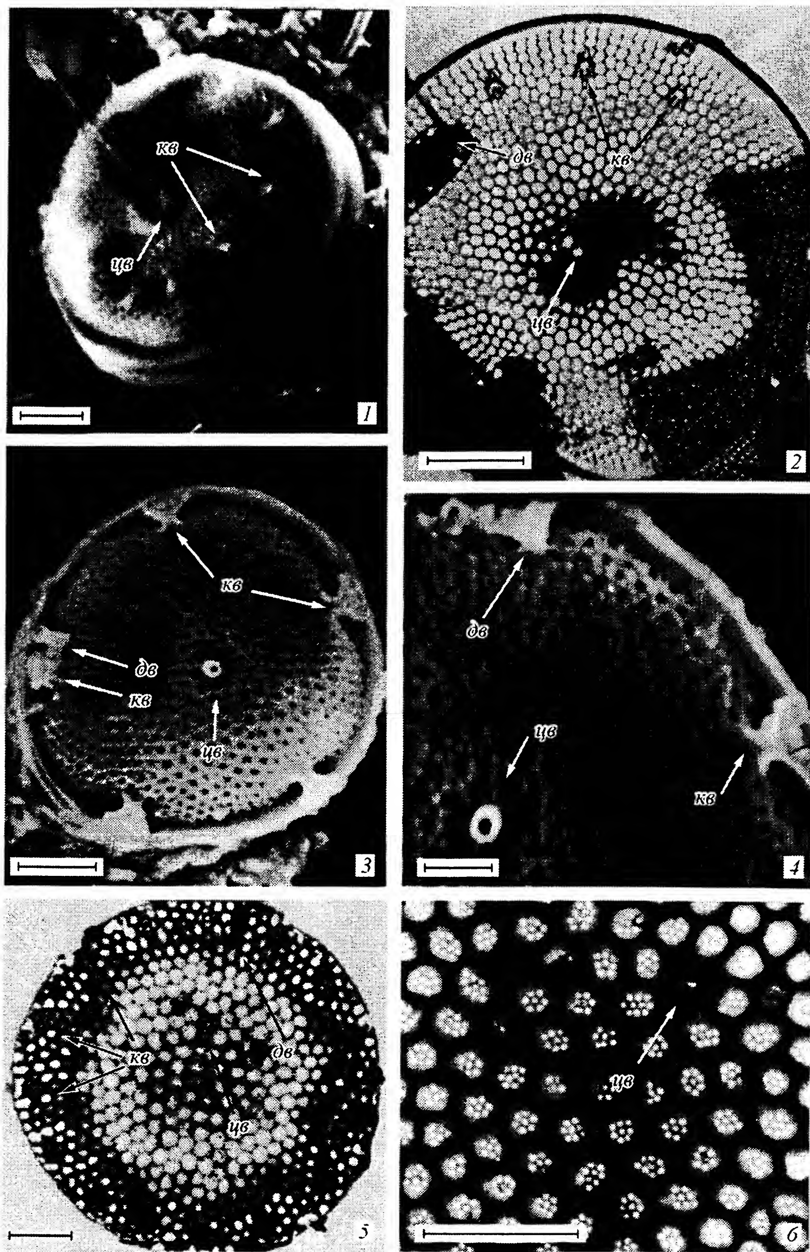


Таблица I. *Thalassiosira binata, T. curviseriata, T. mala.*

1, 2 — *Thalassiosira binata*: *1* — створка с наружной поверхности, *2* — структура створки, положение двугубого выроста (стрелка), форма ареол, строение крибрума; *3, 4* — *T. curviseriata*: *3* — створка с наружной поверхности, форма краевых выростов с опорами (стрелка), *4* — фрагмент створки, показанной на *3*, центральный вырост с опорами, окруженный фораменами неправильной формы (стрелка), двугубый вырост (стрелка); *5, 6* — *T. mala*: *5* — структура створки, положение двугубого выроста (стрелка), *6* — положение центрального выроста с опорами (стрелка), форма ареол, строение крибрума. *дв* — двугубый вырост; *кв* — краевой вырост с опорами; *цв* — центральный вырост с опорами. (*1—6* — Японское море. *1, 3, 4* — бухта Мелководная, *2, 5, 6* — Амурский залив). *1, 3, 4* — СЭМ. *2, 5, 6* — ТЭМ. Масштабные линейки: *1—3* — 2мкм, *4—6* — 1 мкм.

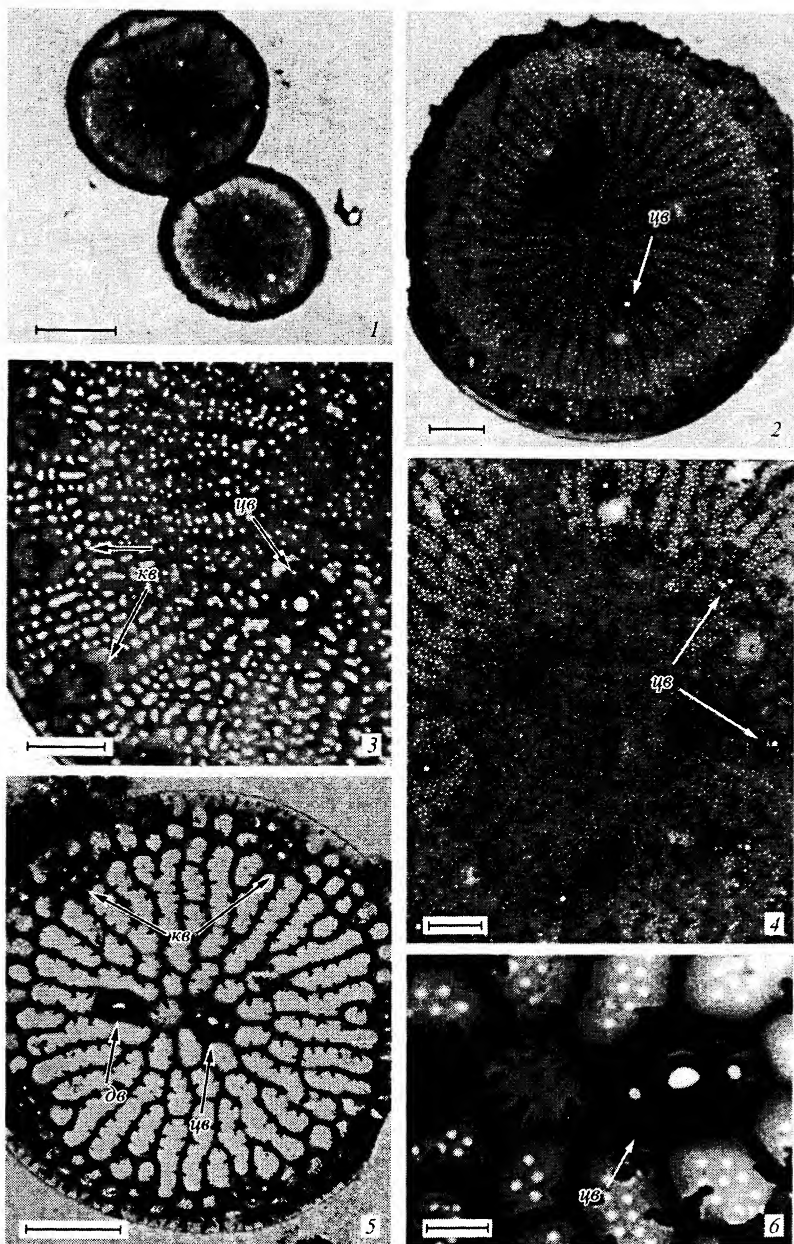


Таблица II. *Thalassiosira guillardii, T. proshkinae* var. *spinulata.*

1—4 — *Thalassiosira guillardii*: *1* — различные створки, *2* — структура створки, *3* — часть створки с центральным выростом с опорами с тремя сопутствующими порами (стрелка), краевые выросты с опорами (стрелки), *4* — фрагмент створки с восемью центральными выростами с опорами (стрелки); *5, 6* — *T. proschkinae* var. *spinulata*: *5* — структура створки, *6* — центральная ареола с прилегающим центральным выростом с опорами с двумя сопутствующими порами (стрелка). *дв* — двугубый вырост; *кв* — краевой вырост с опорами; *цв* — центральный вырост с опорами. (*2, 3, 5, 6* — Японское море, Амурский залив; *1, 4* — Охотское море, Ныйский залив). *1—6* — ТЭМ. Масштабные линейки: *1* — 5 мкм, 2 — 2 мкм, *3—5* — 1 мкм, *6* — 0.2 мкм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2003 VOL. 88. N 5)

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2003. Т. 88. № 5)

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 5. 1—176.